Eine einseitige Hemmungsbildung bei Telea polyphemus vom ontogenetischen Standpunkt.

Ein Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Schmetterlinge.

Von

Dr. Günther Enderlein.

Mit 3 Tafeln und 4 Textabbildungen.

Abdruck aus

Zoologische Jahrbücher

Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.

Sechzehnter Band. 4. Heft.

Jena,
Gustav Fischer.
1902.

Eine einseitige Hemmungsbildung bei Telea polyphemus vom ontogenetischen Standpunkt.

Ein Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Schmetterlinge.

Von

Dr. Günther Enderlein.

Mit 3 Tafeln und 4 Textabbildungen.

Jena,
Gustav Fischer.
1902.

Abdruck

aus den

Zoologischen Jahrbüchern,

Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.

Herausgegeben von Prof. Dr. J. W. SPENGEL in Giessen.

Sechzehnter Band, 4. Heft, 1902.

Verlag von GUSTAV FISCHER in Jena.

Inhaltsverzeichniss.

Abnormitäten genetisch zu erklären, ist eine wenig dankbare und schwierige Aufgabe, da man in Folge der ungenügenden Kenntniss der normalen Entwicklung leicht geneigt ist, subjective Anschauung morphologischen Erfahrungen unterzuschieben, um nur eine, wenn auch ungenügende Erklärung zu finden. Wenn ich es trotzdem unternehme, mich auf so unsicheres Gebiet zu begeben, so lag es einerseits an dem Wunsch, an der Hand ontogenetischer Thatsachen durchzuführen, dass vorliegende Abnormität nicht den Entwicklungsgesetzen widerspricht, andrerseits lag es aber auch an dem ausserordentlich interessanten und günstigen Object. Es handelt sich um eine rechtsseitige, wundervoll schön und in sich harmonisch ausgebildete Hemmungsbildung (Rückschlag) bei einem Weibchen des nordamerikanischen Spinners *Telea* (Hübner) *polyphemus* Cramer 1775 (Fig. 1—3).

Von rein theoretischem Standpunkt aus zerfällt eine derartige Arbeit in zwei Abtheilungen: Betrachtung der „äussern Ursachen", d. h. Ermittlung der directen Veranlassung zum Rückschlag von aussen her durch mechanische Factoren, wie Wärme, Kälte, elektrische und chemische Einwirkungen, Druck, Atrophie, Hypertrophie etc., und: Betrachtung der „innern Ursachen", d. h. Ermittlung der ontogenetischen Vorgänge, die im causalen Zusammenhang mit den Abweichungen stehen. Die Einwirkung der äussern Ursachen auf den Organismus kann man sich nun in den verschiedensten Stadien der Ontogenie denken; verlegt man sie auf frühe Stadien, etwa in die Zeit des Befruchtungsvorgangs im Ei oder gar der Bildung des Eies, so rücken äussere und innere Ursachen immer näher an einander, bis sie schliesslich zusammenfallen; in diesem Falle bestände also die Feststellung der Ursachen in der Ermittlung der Natur der Anlagen im Ei (cf. Weismann), die natürlich in letzter Linie auch mechanischer Natur sind. Wenn auch ein Operiren mit diesen Factoren praktisch durchgeführt wird (Rassenzüchtung etc.), so ist uns jedoch eine Erkenntniss der dabei activen morphologischen (mechanischen) Vorgänge vor der Hand noch so gut wie verschlossen.

Die Betrachtung bloss der äussern Ursachen würde uns aber dem Verständniss der Wirkung keinen Schritt näher bringen, denn es könnte sich eben nur um eine Zusammenstellung rein mechanischer Einwirkungen auf die in sich feststehende Entwicklung des Individuums handeln, wie Wärme, Kälte, verschiedene Ernährung (Nahrungs- und Luftmangel), Elektricität (ich weise für Experimente besonders auf Inductionsströme hin, die bisher, wie es scheint, noch nicht angewendet wurden), Kathodenstrahlen, Druck etc. Erkennen wir doch

gerade aus den Fortschritten der modernen Experimentalzoologie, dass die Reaction ontogenetischer Vorgänge auf die verschiedensten äussern Einflüsse häufig völlig gleich ist, züchtet man doch dieselbe stark abweichende Form eines Schmetterlings sowohl durch Kälte als auch durch Hitze, ja es entsteht sogar dieselbe Form bei anscheinend ganz normalen Verhältnissen im Freien und im Zuchtbehälter oder schliesslich gar einseitig an einem Individuum — halbseitige Aberration, Albinismus, Melanismus (cf. Enderlein, 6) — wobei also die „äussern Ursachen“ unserer Beobachtung bisher noch entgangen sind. Gerade die Eiszuchten müssten uns deutlich gezeigt haben, wie wenig wir durch eine Kenntniss bloss der äussern mechanischen Ursachen einer Erklärung näher kommen. Diese liegt in der Erkenntniss der innern mechanischen Factoren, also zunächst auf rein morphologischem Gebiet. Die experimentelle Forschung bietet uns nur ein Mittel, die ontogenetischen Vorgänge zu variiren, d. h. also die Summe der sie zusammensetzenden (innern) mechanischen Kräfte durch äussere mechanische Kräfte zu beeinflussen, zu hemmen oder zu verändern, um so wenigstens durch Kenntniss ihrer Reactionen den Kräften selbst näher zu treten. Es werden durch sie durchaus keine neuen Formen erzeugt, denn es kann durch eine Einwirkung von aussen her keine bemerkenswerthe, sprungweise Wirkung auf die Phylogenie hervorgerufen werden, die Phylogenie ist eben nur das langsam fortschreitende Resultat einer Summirung; wir werden so nur phylogenetische Formen zu erwarten haben, die sich irgendwo in der Ontogenie noch finden. Es sind also Hemmungsbildungen, die wir als Rückschläge bezeichnen können, gleichgültig, ob wir dabei an eine Anlage in der Eizelle oder an eine spätere Beeinflussung der ontogenetischen Vorgänge denken. Hiermit soll aber nicht gesagt sein, dass alle Rückschläge wirklich als Species existirt haben, denn es lassen sich ja phylogenetisch jüngere und ältere componente Factoren mannigfaltig combiniren.

Sollte es auch gelingen, vielleicht aus einem tropischen Falter eine Form unserer Fauna (oder umgekehrt) durch Temperaturveränderungen, Elektricität oder irgend eine andere mechanische Einwirkung künstlich zu erzeugen, so wird uns die Kenntniss der äussern Ursachen doch keinen Aufschluss geben über die Vorgänge im lebenden Organismus. Für unsern Fall würde die Durchführung dieses Gedankens eine auf Experimente begründete Zusammenstellung aller Möglicheiten einer künstlichen Erzeugung gleicher, einseitiger Rückschläge bedeuten. Versuche derart könnte man etwa durch Verstopfen

der Stigmen frischer Puppen auf einer Körperhälfte anstellen. Es wären dies interessante, doch für unsern Zweck unfruchtbare Versuche.

Es bleibt demnach nur die zweite Möglichkeit, eine Untersuchung der Ontogenie, und dies ist das eigentliche Gebiet, das uns den Ausblick auf die Möglichkeit einer Erkenntniss eröffnet. Wenn die hierfür nöthigen Arbeiten meine ursprünglichen Absichten bei weitem überschritten haben, so liegt es an der Thatsache, dass ich nach Durchsicht der Literatur zu keinem befriedigenden Resultat gelangte. Es knüpften sich nun hieran eine Reihe von Untersuchungen, die sich, da geeignetes Material nur im Frühjahr zu erhalten war, allerdings mit grossen Unterbrechungen durch 4 Jahre hindurch erstrecken, und vorliegende Arbeit ist der Auszug aus einer grossen Anzahl von Skizzen und Notizen, die sich im Laufe dieser Zeit angesammelt haben und die ich hiermit abschliessen will. Es machen so diese Untersuchungen keinen Anspruch darauf, eine vollständige Entwicklung, und sei es nur der Flügel der Saturniiden, zu geben, sie erstreckt sich vielmehr nur auf die Entwicklung der Flügel in der Puppe, vor allem der Entwicklung des Tracheensystems derselben, ohne jedoch die zum Verständniss unbedingt nothwendige Gesammtanatomie, besonders die Topographie des gesammten respiratorischen Apparats, und vergleichend-morphologische Untersuchungen und Betrachtungen in Hinsicht auf einige vergleichsweise herangezogenen andern Lepidopterenfamilien zu vernachlässigen. Manche interessante Resultate und Beobachtungen mussten dagegen fortgelassen werden, da sie ausserhalb des Zieles lagen.

Allen den Herren, die mich durch ihr Interesse und Anregung im Laufe der Arbeit unterstützten, besonders auch Herrn Prof. Dr. Karsch, der mir die Schätze seiner umfangreichen Privatbibliothek bereitwilligst zur Verfügung stellte, sage ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank, nahm doch noch mein hochverehrter Lehrer, der verstorbene Herr Geheime Rath Prof. Dr. Leuckart, dessen ich auch hier in dankbarer Erinnerung gedenke, regen Antheil an den ersten Untersuchungen.

Morphologie der Saturniiden in der Puppe.

Material.

Als Untersuchungsobject eignete sich am besten die mit *Telea polyphemus* Cramer nahe verwandte *Antheraea pernyi* Guérin aus

Indien, von der lebende Puppen im Handel sehr leicht zu erlangen sind und die von Schmetterlingssammlern vielfach bei uns gezüchtet wird. Es ist daher ein allgemein bekanntes Thier und soll sich sogar an einigen Stellen des westlichen Süddeutschlands eingebürgert haben, sie würde demnach neuerdings unserer Fauna angehören. Die Untersuchungen erstreckten sich auch hauptsächlich auf Puppen und frisch geschlüpfte Falter dieser Species, doch wurden auch eine Anzahl von Puppen von *Saturnia pyri* L. untersucht. Zum Vergleich wurde die Entwicklung der Puppen von *Pieris brassicae* L., *Sphinx pinastri* L. und *Harpyia vinula* L. verfolgt.

Methode der Untersuchung.

Unüberwindliche Schwierigkeiten schienen sich Anfangs einem Stadium der Topographie des respiratorischen Systems der Puppe wie der Imago entgegenzustellen. Es wurden nämlich nach der allgemein üblichen Methode die Objecte unter Wasser präparirt, um so durch das Flottiren der zarten Gewebstheile die Untersuchung zu erleichtern, aber sowohl im Wasser als auch in physiologischer Kochsalzlösung zeigte es sich, dass sehr bald die Flüssigkeit in die Tracheen eindrang und dieselben unsichtbar machte. Feine Tracheenäste verschwanden oft augenblicklich, und es wurde häufig die Beobachtung gemacht, wie innerhalb weniger Augenblicke eine Trachee vom Ende nach der Basis zu sich mit Wasser füllte und die eben noch sichtbare Trachee selbst unter der Präparirlupe dem Auge nicht mehr erkenntlich war, selbst wenn der noch mit Luft gefüllte Theil bewegt wurde. Es lag auf der Hand, dass mit Hülfe einer derartigen Untersuchungsmethode keine Erfolge zu erhoffen waren, nimmt doch das blosse Freilegen eines beschränkten Theils der Tracheenzüge schon Stunden in Anspruch; ich vermuthe auch, dass gerade hierin der Grund zu suchen ist, dass Spuler (19) und Andern die etwas schwächern Costaladern entgangen sind, die auch sonst meist den Lepidopteren abgesprochen wurden (vgl. S. 16).

Durch eine Reihe von Versuchen stellte sich folgende Untersuchungsmethode als sehr geeignet heraus.

Das lebende Object wird auf eine Wachsplatte befestigt, und zwar so, dass die dorsale Seite nach oben zu liegen kommt. Dann öffnet man vorsichtig in der Mitte den Thorax und präparirt den Chitinpanzer desselben theilweise hinweg. Ebenso entfernt man zunächst etwas das obere Adiposum, ohne jedoch Tracheenäste zu verletzen. Durch einige kurze Nadeln wird die Lage gefestigt, indem

man vor und hinter den Flügeln den Thorax bis in die Wachsunterlage durchsticht und zugleich denselben vorsichtig etwas seitlich aus einander zieht. Dabei dürfen natürlich keine Nerven und Tracheen verletzt werden. Das Hauptgewicht ist auf das Herauspräpariren des gesammten Fettgewebes aus dem Thorax oder wenigstens aus einer Hälfte des Thorax zu legeu, da dies der Schlüssel zur Freileguug des Tracheensystems ist. Ist dies gelungen, ohne Tracheen zu verletzen, so hat man gewonnenes Spiel, da dann auch der Zugang zu den übrigen Tracheen frei ist, besonders zu denen der Flügel. Diese Vorarbeiten sind allerdings, auch bei grössern Arten, sehr mühsam und zeitraubend und nehmen gewöhnlich schon Stunden in Anspruch. Wird kein wesentliches Organ irritirt, so verhält sich dabei die Puppe völlig ruhig, die verdunstende Wassermenge der Blutflüssigkeit ergänzt man von Zeit zu Zeit mit einem Tröpfchen verdünnter physiologischer Kochsalzlösung, doch ist dabei auch mit grosser Vorsicht zu verfahren, da bei zu starkem Zusatz sofort Flüssigkeit in die Tracheen eintritt und das Object zu einer Untersuchung, wenigstens theilweise, unbrauchbar wird. Es ist daher eher vortheilhaft, die Blutflüssigkeit nicht gar zu dünnflüssig zu erhalten. Die durch das unverletzte Rückengefäss nicht unterbrochene Blutcirculation erhält das Thier völlig am Leben. In einigen Fällen gelang es mir, bei gut geglückten Präparaten die Puppe noch für den nächsten Tag lebend und zur Fortsetzung der Untersuchung geeignet zu erhalten, indem Abends dieselbe mit feuchten Tüchern umlegt und überdeckt wurde. Verringert sich das Leben, so fallen meist die Tracheen oder Theile derselben zusammen, und die Untersuchung wird dadurch abgebrochen. Zu einer vollen Untersuchung der gesammten Respirationsorgane an einem lebenden Thier ist es daher vortheilhaft, früh am Tage damit zu beginnen, damit man möglichst bis zum Abend abgeschlossen hat.

Leichter und nur geringe Zeit in Anspruch nehmend ist dagegen eine Untersuchung der Tracheen in den Flügeln. Man umschneidet einfach die Ränder derselben mit einer feinen Scheere, fixirt die Puppe durch einige Nadeln und hebt die Flügel vom Körper ab, ohne jedoch die Flügelbasis zu verletzen. Die Hinterflügel liegen dann auf den Vorderflügeln, und nachdem man sich über ihren Aderverlauf orientirt hat, präparirt man sie hinweg. Die nun frei auf der Flügelscheide der Puppe liegenden Vorderflügelanlagen bieten ein günstiges Object zur Orientirung. Auch kann man die Adern durch Freilegen der Flügelbasis und schwaches vorsichtiges Ziehen meistens bis zu ihrem Ursprung aus den gemeinsamen Stämmen verfolgen, was Spuler (19)

versäumt und so die genetische Zusammengehörigkeit der verschiedenen Tracheenläufe nicht klargestellt hat. — Diese vereinfachte Untersuchungsmethode ist natürlich im Vergleich zu der ersten ziemlich roh, die Puppe wird meist durch den hierbei verursachten starken Blutverlust lebhaft, doch ist sie zur Untersuchung des Aderverlaufs in den Flügeln selbst brauchbar und einfach. Bei der ersten Methode ist dagegen der Blutverlust ziemlich gering, er beschränkt sich nur auf die ersten Schnitte bei dem Oeffnen und ist wohl auch da zu vermeiden.

Eine Conservirung der verhältnissmässig mühsam erhaltenen Präparate ist im Allgemeinen nicht möglich. Den Verlauf der Adern im Vorderflügel zu fixiren, gelang mir in einigen Fällen durch Eintrocknen auf der Flügelscheide der Puppe. Die Blutflüssigkeit wurde durch vorsichtiges Abtupfen mit Fliesspapier zwischen den Adern und an der Flügelbasis mit den wichtigen Aderinsertionen entfernt. Es trocknete so der Flügel gewissermaassen auf der Flügelscheide ein, während der Turgor der Adern durch die lebende Puppe erhalten wurde. Nach völligem Eintrocknen konnte dann der Flügel vom Körper losgetrennt werden, ohne dass noch ein Verschwinden der feinen Adern eintrat.

Eine Untersuchung des Geäders der Imago ist meist mit voller Sicherheit nur durch Entschuppen der Flügel zu ermöglichen, wenigstens ist ein Entfernen der Schuppen am Vorderrande der Vorderflügel, an dem sich eine Anzahl von Adern dicht drängen, und an der Flügelbasis nothwendig, doch erreicht man auch durch Tränken des Flügels mit Xylol, das weniger schnell verdunstet als Benzol oder Benzin, eine starke Aufhellung, die in den meisten Fällen zur Erkennuug der hauptsächlichsten Adern genügt.

Bevor ich auf das Tracheensystem selbst eingehe, schicke ich in kurzen Worten einen Ueberblick über die Morphologie derjenigen Organe voraus, die zu einem allgemeinen Verständniss mit in Berücksichtigung kommen und zu einer Orientirung des respiratorischen Apparats nothwendig sind.

Das Nervensystem.

Die Ganglienkette der Puppe besteht aus 11 Ganglienpaaren, und zwar aus dem ziemlich grossen obern Schlundganglion (Fig. 10 *OSg*), dem kleinern untern Schlundganglion (*USg*), den 3 Thorakalganglien (G_I–G_{III}) und 6 Abdominalganglien (G_1–G_6). Auf die 10 Abdominalsegmente vertheilen sich also 6 Ganglienpaare; sie werden mit

Sauerstoff von je 2 Aesten versorgt, die von einer hinter je einem Ganglion unter dem Nerven verlaufenden trachealen Quercommissur ausgehen, mit Ausnahme des ersten (Fig. 4). Dieses und die 3 Thorakalganglien werden auf jeder Seite von einem Tracheenast versorgt. Das untere Schlundganglion erhält 2 Aestchen von einer über dem Nervenstrang liegenden Quercommissur, während das obere Schlundganglion (Fig. 4) jederseits durch 2 Aeste mit Sauerstoff versehen wird, die sich im Endpunkt berühren und mit dem Lumen verwachsen. Es entsteht so eine Endverbindung zweier Aeste ganz verschiedenen Ursprungs, und erst von hier aus vertheilt sich ein vielfach verzweigtes System einer grossen Anzahl feiner Capillaren über die ganze Oberfläche des obern Schlundganglions. Sämmtliche Ganglienpaare sind übrigens in der Mittellinie verwachsen, am stärksten die beiden Ganglien des letzten Abdominalganglions.

Im Uebrigen verweise ich auf die Arbeiten von Brandt und Petersen (14) und erwähne nur noch, dass bei einem wahrscheinlich spätern Puppenstadium das untere Schlundganglion (*USg*) dem 1. Thorakalganglion (G_I) sehr genähert war, so dass nur noch sehr kurze Nervencommissuren sich fanden; ebenso das 3. Thorakalganglion (G_{III}) und das 1. Abdominalganglion (G_I). Nach den citirten Autoren ist bei den Imagines der Lepidopteren die Anzahl der Ganglienknoten durch Verschmelzung reducirt.

Darmapparat und Speicheldrüsen.

Nach der Verpuppung der Larve bilden sich direct von den Stigmen aus eine grosse Anzahl von Tracheen, die sämmtlich an dem dicken, wurstförmigen Raupendarm enden. Oeffnet man eine Puppe im geeigneten Stadium, so sieht man diese Tracheen bei weitem vorherrschen, sie füllen strahlenförmig den ganzen Hinterleib aus (Fig. 4); es wird dabei die Hauptthätigkeit des gesammten Organismus auf die Vernichtung des Raupendarms und die Neubildung des definitiven Schmetterlingsdarms concentrirt. Erst viel später, nachdem diese Veränderungen vor sich gegangen sind, entwickeln sich die noch gering ausgebildeten Sexualorgane. Die morphologischen Veränderungen des Darms machen sich zunächst durch Schrumpfen des dicken, fast den ganzen Körperhohlraum ausfüllenden Darms bemerkbar, und zwar beginnt der Process besonders vorn und hinten.

Die Wandungen werden morsch und bröcklig, falten sich harmonikaartig zusammen und bilden schliesslich ein annähernd kugliges Gebilde im vordern Theil des Abdomens, das immer mehr reducirt wird. Zu

gleicher Zeit zieht sich der Oesophagus von vorn und der Dünndarm von hinten lang aus, und zwar letzterer stärker, so dass sich einige Windungen bilden. Die Anfangs weit hinten im Raupendarm am vordern Ende des Dünndarms mündenden MALPIGHI'schen Gefässe, deren jederseits 3 vorhanden sind, werden so mit nach dem vordern Theil des Abdomens gebracht. Sie sind auf beiden Seiten so angeordnet, dass zwei sich vereinigen, die Vereinigung beider mündet in das dritte, und erst diese Vereinigung mündet in den Darm. Der Mastdarm ist kurz und endet vorn in einen nur sehr kurz nach vorn gewölbten Blinddarm. — Gegen Ende der Neubildung des Darms verschwinden die Tracheenbündel nach dem Darm zu allmählich immer mehr, und nun erst wendet sich die Hauptthätigkeit des Organismus der Ausbildung der Geschlechtsorgane zu. Dieses Stadium ist bei unsern Thieren mehrere Wochen vor dem Ausschlüpfen. Die bekannte Thatsache, dass durch Wärme in der Natur oder künstlich frühzeitig zum Schlüpfen veranlasste Falter geschlechtlich sehr minderwerthig entwickelt, meist zur Fortpflanzung sogar ungeeignet sind, erklärt sich also damit, dass die erst in der letzten Zeit von dem normalen Zeitpunkt des Schlüpfens sich zur vollen Reife entfaltenden Sexualorgane noch nicht den zur Fortpflanzungsfähigkeit nöthigen Entwicklungsgrad erreicht haben.

Die Speicheldrüsen sind 2 dünne, lange und gewundene Schläuche, die dicht neben dem Schlundganglion über den letztern versorgenden Tracheenästen, aber unterhalb der starken prothorakalen Tracheencommissur (vgl. S. 12), sich den Mundtheilen zuwenden.

Sexualapparat des Weibchens.

Durch Bevorzugung der Untersuchung grösserer Exemplare handelte es sich im Verlauf vorliegender Arbeit meistentheils um weibliche Individuen. Da erst kürzlich die verdienstvolle Arbeit von PETERSEN (14) dieses Thema eingehend behandelt, schliesse ich hieran nur ein Skizze der weiblichen Sexualorgane (Textfigur A, s. umstehend). Sie entwickeln sich, wie schon oben erwähnt, erst sehr spät zur völligen Reife und haben daher wenig Einfluss auf die Entwicklung des gesammten Tracheensystems, besonders des Adersystems der Flügel.

Stigmen.

Beim Betrachten unserer Puppe von aussen fallen zunächst die Abdominalstigmen in die Augen (Fig. 14). Es sind 7 Paare, die sich auf das 2. bis 8. Abdominalsegment vertheilen. Das 9. Abdominal-

segment weist nur ein schwaches Rudiment eines Stigmas in Form eines Eindrucks auf. Das 1. wie das letzte (10.) Segment sind ohne Stigmen. Das 4. bis 8. Paar liegt in der Laterallinie des Puppen-

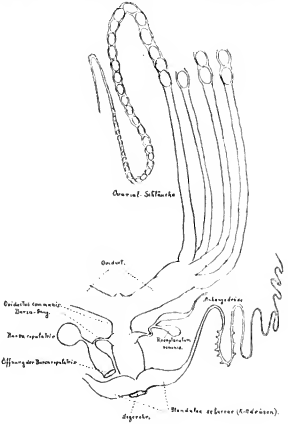


Fig. A.

körpers, während das 2. und 3. Paar durch die Anlagen der Flügel, die über die ersten 4 Abdominalsegmente hinweg dem Körper angelegt sind, etwas nach der dorsalen Seite gedrängt erscheinen. Das Stigma des 8. Abdominalsegments ist zwar ausgebildet, doch geschlossen. Der breite Mesothorax, der lateral in die Anlagen der Vorderflügel übergeht, und der schmale Metathorax, seitlich in die Hinterflügelanlagen verlaufend, ist, wie bei allen Lepidopteren, ohne Stigmen.

Die Vorderflügel erstrecken sich bis fast an den Hinterrand des 4. Segments, während die Hinterflügel als schmaler Streifen äusserlich bis an den Hinterrand der Vorderflügel sichtbar sind, wo sie dann von diesen überdeckt werden. Dicht über ihnen liegen die Stigmen des 2. und 3. Abdominalsegments.

In der Laterallinie des Prothorax an der Berührungsstelle von Prothorax, Fühler und Vorderflügelanlage liegt jederseits noch ein weiteres Stigma, das Prothorakalstigma. Es ist bei unsern Thieren am stärksten ausgebildet und hat zweifellos eine grosse Bedeutung für die Luftzufuhr während des Puppenlebens. Sind es doch ausser den starken Lateralstämmen noch 5 stärkere Tracheenstämme, die jederseits durch sie mit der atmosphärischen Luft in Verbindung stehen. Augenscheinlich nimmt die Bedeutung und Oeffnungsweite der Stigmen bei den einzelnen Abdominalstigmen nach hinten zu ab.

Das Tracheensystem.

Die Tracheen des Körpers.

An der Hand eines mittlern Stadiums der Puppenentwicklung, wie sie gewöhnlich Ende April sich findet, will ich jetzt das Tracheensystem der Puppe von *Antheraea pernyi* Guérin analysiren und verweise dabei auf die Figg. 4 und 10, für das Tracheensystem der Flügel auf Fig. 5 und 6.

In Fig. 4 ist das Tracheensystem der rechten Seite von Kopf, Thorax und den 3 ersten Abdominalsegmenten, von oben betrachtet, dargestellt. Es sind hierbei die Flügel seitlich aus einander gelegt zu denken, doch fanden sie nicht in ihrer ganzen Länge Platz auf dieser Tafel, weshalb Fig. 5 und 6 als Ergänzungen zu dieser Abbildung zu betrachten sind. Das übrige Abdomen ist schematisch aus Fig. 10 ersichtlich.

Wie bei den meisten Insecten ziehen sich auch bei unsern Schmetterlingen in allen Stadien 2 seitliche Längsstämme, Lateralstämme (Fig. 4 u. 10 *l*), durch fast den ganzen Körper (je ein Lateralstamm auf jeder Seite des Körpers). Sie repräsentiren die beiden Hauptstämme und stellen eine Verbindung der Stigmen einer Körperseite unter einander dar. Von ihnen zweigen sich sämmtliche übrigen Tracheenäste des ganzen Insects ab, und zwar meist an oder in der Nähe von Stigmen oder an Stellen, an denen sich vermuthlich Stigmen befunden haben, resp. an denen sich nach Analogie solche finden könnten. Doch treten durch eine ausserordentlich reichhaltige und

complicirte Verzweigung, auch durch Verwachsungen symmetrisch liegender Aeste (Commissuren) starke Verschiebungen ein.

Ausser den lateralen Hauptstämmen entsendet das Prothorakalstigma (Fig. 4 *pst*) noch 5 starke Stämme, von denen sich 2 in der Hauptsache dem Kopf zuwenden.

Seitlich innen, ziemlich tief nach unten gedrückt, entspringt dem Prothorakalstigma (*pst*) der Cerebralstamm (Fig. 4 *cer*), ein ziemlich schwacher Tracheenstamm, der sich nach Abzweigung zweier feiner Aestchen als vorderer Ast nach dem oberer Schlundganglion (*vog*) zu wendet und sich hier in feine Capillaren auflöst, welche die Matrix des Ganglions durchsetzen. Dicht an der Berührung mit dem Ganglion vereinigt sich dieser Tracheenast mit einem Ast des später zu besprechenden Cephalothorakalstamms, dem hintern Ast nach dem obern Schlundganglion (*hog*).

Vor und über dem Cerebralstamm inserirt ein stärkerer Stamm, der durch Verwachsung mit dem entsprechenden der linken Körperhälfte eine Quercommissur bildet, die Prothorakalcommissur (*pc*). Sie verläuft in hohem Bogen über die Leibeshöhle und entsendet in der Mitte 2 Aeste nach hinten zu, die sich in der Medianlinie mit je einem der beiden noch zu besprechenden Mesothorakalcommissuren vereinigen, und 2 Stämme nach vorn, die Kopfstämme (Fig. 4 *k*). Nach einer ziemlich weiten Umbiegung nach hinten gabeln diese sich in 2 Aeste, von denen der eine Ast sich nach den Mundtheilen (Fig. 4 *or*), der andere nach der Antenne (Fig. 4 u. 11) wendet und in derselben auf seiner ganzen Länge eine Anzahl sich wieder mehrfach gabelnder Aeste nach der Aussenseite zu abgiebt. Ausserdem versorgt die Prothorakalcommissur den vordern dorsalen Fettkörper durch 2 seitliche feine Aestchen.

Der Cephalothorakalstamm (Fig. 4 *cth*), ein sehr starker Tracheenstamm, ist augenscheinlich aus der Verwachsung mehrerer Stämme hervorgegangen. Nicht weit von der Mündung spaltet sich ein starker Stamm ab, der sich dem Kopf zuwendet und zunächst einen schwächern Ast absendet, der mit dem entsprechenden der linken Seite verwachsen ist und so eine Tracheencommissur bildet, die Commissur des untern Schlundganglions (Fig. 4 *cng*). Sie entsendet 2 feine, sich auf der Matrix des untern Schlundganglions in Capillaren auflösende Aestchen. — Nach Abgabe zweier feiner Aestchen nach dem 1. Fuss wendet sich dieser starke Stamm in die Antenne (Fig. 4 *f* und Fig. 11 *f*), wo er sich in mehrere lang gestreckte Aeste theilt, deren innerster in gleichen Abständen eine Anzahl von sich

nicht wieder gabelnden Capillaren nach innen zu ziemlich senkrecht abzweigt (Fig. 11). Nach unten zu geht vom Cephalothorakalstamm ein feiner Ast (Fig. 4 ag_I) nach dem 1. Thorakalganglion (Fig. 4 G_I), der eine Reihe von Capillarbündeln der ventralen Brustmusculatur zukommen lässt. Endlich der hintere Theil des Cephalothorakalstammes zertheilt sich in 3 Aeste, deren vorderster in das Mesothorakalbein (p_2) mündet, ohne jedoch vor der Mündung Capillaren abzugeben, und deren hinterste beiden Aeste sich in Capillaren auflösen, welche die ventrale Brustmusculatur mit Sauerstoff versorgen. Im Fuss selbst spaltet sich der vordere Ast in 3 lang gestreckte Aeste, die etwa in halber Länge des Fusses sich wieder zerspalten.

Nach aussen und der dorsalen Seite zu verläuft der Stamm der Mesothorakalcommissur (Fig. 4 *smc*). Er entsendet in seinem proximalen Theil zahlreiche Capillaren, die in der dorsalen Brustmusculatur enden, und zerspaltet sich schliesslich in 2 feine, dorsale, über einander liegende Commissuren, die Mesothorakalcommissuren (Fig. 4 mc_1 u. mc_2), die in der Mitte sich mit den nach hinten entsendeten Längsästen der Prothorakalcommissur vereinigen. Zuweilen kommt es vor, dass die eine der beiden Commissuren obliterirt, es findet sich dann nur eine stärkere Mesothorakalcommissur. Vielleicht ist dies auch die Folge einer Verwachsung.

Schliesslich mündet noch im Prothorakalstigma ein mehr ventral gedrückter Stamm, der, nach aussen zu gerichtet, in seiner Hauptsache den vordern Theil des Vorderflügels (*vfl*) mit Luft versorgt, der radiale Vorderflügelstamm (Fig. 4 *rv*), den ich nach der Hauptader seines Adersystems, dem Radius, benenne. Er spaltet nach innen einen lang gestreckten Ast ab, der sich dem 3. Bein (Metathorakalfuss) p_3 zuwendet (ap_3), und nach vorn einen schwächern Ast nach der Musculatur, der mit dem übrigen Theil des radialen Vorderflügelstammes durch eine weit gebogene Commissur wieder in Verbindung tritt. Der die Flügeladern bildende Theil wird in einem besondern Capitel besprochen werden.

Die Strecke des Lateralstamms zwischen dem Prothorakalstigma und dem nächsten Stigma, dem Stigma des 2. Abdominalsegments, läuft durch 5 Segmente und trägt dem entsprechend eine Reihe von wichtigen Tracheenästen. Sein Lauf ist nicht gerade, sondern in der Mitte stark wellenförmig gewunden (Fig. 4 *l*). Auf der Innenseite sind die Aeste nach dem 2. und 3. Thorakalganglion (ag_{II} u. ag_{III}) und dem 1. und 2. Abdominalganglion (ag_1 u. ag_2) zu erwähnen. Sie geben eine Reihe von Capillarbündeln nach der ventralen

Musculatur ab und verzweigen sich dendritenartig auf der Matrix der Ganglien. Auf der Aussenseite, in der Mitte der Strecke zwischen Prothorakalstigma und Stigma des 2. Abdominalsegments inseriren auf gemeinsamer Basis der mediane Vorderflügelstamm (Fig. 4 *mv*), benannt nach der Hauptader seines Adersystems der Media, der die hintere Partie des Vorderflügels mit Sauerstoff versorgt, und der radiale Hinterflügelstamm (Fig. 4 *rh*), dessen Aeste sich in der vordern Partie des Hinterflügels vertheilen. Beide spalten je einen schwächern Ast nach der ventralen Musculatur ab, ersterer einige Aestchen nach dem dorsalen Adiposum und der Flügelmusculatur.

Das Stigma des 2. Abdominalsegments (Fig. 4 st_2) liefert den medianen Hinterflügelstamm (Fig. 4 *mh*) und, wie alle übrigen Abdominalstigmen (Fig. 10 st_3—st_8), ein dichtes Bündel lang gestreckter feiner Aeste nach dem Darm sowie nach dem Fettkörper, der Musculatur und nach den Ganglien. Ebenso wird von den Abdominalstigmen den Sexualorganen Sauerstoff zugeführt.

Von den Veränderungen des Tracheensystems ist vor allem das Erscheinen und spätere Verschwinden der äusserst zahlreichen, lang gestreckten Tracheenäste nach dem Darm hervorzuheben. Es hat diese Thatsache ihre Erklärung darin zu suchen, dass die Reduction des Raupendarms und die Neubildung des Falterdarms einen sehr intensiven Stoffwechsel erfordert, der durch die Bildung dieser Tracheen eingeleitet wird.

Nicht geringes Interesse beansprucht die Thatsache, dass sich vielfach Tracheenverbindungen (Commissuren) zwischen Tracheenstämmen und Aesten der linken und rechten Körperhälfte finden. Sie dienen augenscheinlich zur Sicherung einer gleichmässigen Lufternährung des ganzen Organismus. Wird an irgend einer Stelle durch Verstopfen eines Stigmas, durch Druck oder durch eine sonstige mechanische Einwirkung die Luftcirculation unterbrochen, so dienen jene Commissuren zur sofortigen Herstellung des Gleichgewichts. Die zum Theil zarten Canäle dürften sich dann bald stark entwickeln und so eine wichtige Rolle übernehmen.

Die Tracheen der Flügel.

Schon SEMPER (17) erkennt 1857 die hervorragende Wichtigkeit der Tracheen bei der Bildung der Flügelrippen. Er schreibt p. 330: „Die Richtung und der Verlauf der Rippen richtet sich aber nicht, wie es scheinen könnte, nach derjenigen der eingeschlossenen Nerven, sondern vielmehr nach dem Verlauf der Tracheen, welche wenigstens

die Hauptzüge der spätern Rippen schon andeuten, wenn von letztern noch keine Spur zu sehen ist."

Da die Resultate meiner Beobachtungen der Aderentwicklung an der lebenden Schmetterlingspuppe in einigen Punkten von den Beobachtungen der meisten Autoren differiren, wende ich mich direct zur Anführung der beobachteten Thatsachen, indem ich die Besprechung früherer Arbeiten dabei einfüge resp. später anschliesse. Ich bediene mich bei Benennung der Flügeladern dabei der Nomenclatur von COMSTOCK u. NEEDHAM (5), die zuerst in umfangreichem Maasstab eine vergleichende Morphologie der Flügeladern der Insecten auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge in der Puppe durchgeführt und die Bezeichnung im Wesentlichen REDTENBACHER (15) entlehnt haben. Allerdings berücksichtigen sie, wie auch SPULER (19), die Organisation des Tracheencomplexes des innern Insectenkörpers nicht und verfolgen nur theilweise die Adern etwas tiefer in den Körper, während SPULER ausschliesslich die Adern in den Flügeln selbst in Betracht zieht. Zu einem Verständniss der genetischen Zusammengehörigkeit der einzelnen Adern ist jedoch ein Vordringen bis in den Körper hinein unerlässlich, wie es ja auch schon das vorhergehende Capitel gezeigt hat, das so auf die folgenden Zeilen vorbereitet.

Wie schon erwähnt, zerfallen die Adern sowohl des Vorder-, als auch des Hinterflügels genetisch in zwei Systeme, in die Aeste des radialen und des medianen Flügeltracheenstamms, die beide in ihrer Bildung nichts gemeinsam haben. Dem radialen Flügelstamm entspringen: Costa, Subcosta und Radius, zum medianen Flügelstamm gehören dagegen: Media, Cubitus, die Anal- und die Axillaradern; letztere Bezeichnung führe ich dabei ein, um die morphologisch verschiedenartigen als Analadern zusammengefassten Adern besser zu charakterisiren. Die Aeste der frühern Analis zerfallen also demnach in Aeste der Analis und der Axillaris.

Alle Aeste des Flügels senden in einem nicht zu späten Puppenstadium eine grosse Anzahl von kurzen Capillartracheen aus, wie Fig. 12 bei einer Puppe von *Sphinx pinastri* L. veranschaulicht, die später wieder verschwinden, aber bei Bildung von Gabelästen eine grosse Rolle spielen. SPULER (19) nennt sie Nebentracheen und bildet sie von *Laverna vanella* ab (Fig. 31).

Die Vorderflügel.

Radialer Vorderflügelstamm.

Der dem Prothorakalstigma entspringende radiale Vorderflügelstamm (Fig. 4 *rv*) spaltet sich eine Strecke innerhalb von der Flügelbasis in 3 Aeste. Die in allen Fällen deutliche Costa (Fig. 4 u. 5 *c*) schmiegt sich dicht dem Vorderrand an und lässt sich meist, bei jüngern Puppen immer, bis an die Flügelspitze verfolgen. Zwar ist dieses Luftgefäss meist zart und dünner als die übrigen beiden Aeste des radialen Vorderflügelstamms (zuweilen jedoch auch der stärkste derselben, vgl. unten), und da sich der weiche Flügelrand leicht etwas umlegt und so die Trachea verbirgt, drückt oder verletzt, so ist es nicht zu verwundern, dass ihre Existenz von den meisten Autoren geleugnet wird; auch Spuler (19) hat sie nicht gesehen, er zählt die Subcosta als Ast I. Brauer u. Redtenbacher (4) und nach ihnen Erich Haase (8) halten sie für eine Randverstärkung ohne vorhergehende Tracheenbildung. Erst Comstock u. Needham (5) bringen ihre Existenz durch vergleichende Untersuchungen zur Geltung, trotzdem schon 1870 der scharfe Beobachter Speyer (18) dieselbe in einer scheinbar gänzlich übersehenen Notiz mit aller Sicherheit constatirte. Er schreibt in der Stettiner entomologischen Zeitschr. 1870, p. 205: „Die im Vorderrande der Vorderflügel selbst verlaufende Ader, die Costa der Neuropterologen, fehlt nicht etwa bei den Schmetterlingen, wie man aus ihrer völligen Ignorirung seitens der Lepidopterologen schliessen sollte, sondern ist bei einer grossen Zahl von Heteroceren, ganz wie bei den Phryganiden deutlich ausgebildet, mit sehr schönem Lumen, zuweilen die stärkste Ader des ganzen Flügels.“ Auch ich habe sie in gewissen Stadien bei Heteroceren als stärksten Tracheenast des Flügels gesehen, z. B. bei *Sphinx pinastri* L. (Fig. 15), aber auch immer, wenn auch schwächer, bei Rhopaloceren, worauf ich noch später, bei kurzer Besprechung einiges Vergleichsmaterials, noch näher zu sprechen kommen werde. — Wie schon bei der Angabe der Untersuchungsmethoden hervorgehoben wurde, wird bei einer Präparation unter Wasser die Luft aus den feinern Tracheenästen sehr bald verdrängt, und dieselben entziehen sich dann völlig der Beobachtung; so verschwindet auch die Costa unter Wasser zuweilen fast momentan.

Stärker und dem eindringenden Wasser resp. auch Blut viel mehr Widerstand bietend ist die Subcosta (Fig. 4 u. 5 *c*). Sie ist ungegabelt, wie bei allen Schmetterlingen, so auch bei den meisten In-

secten (die Costa ist wohl stets ungegabelt) und liegt der Costa auch schon im Puppenflügel stark genähert.

Der stärkste der 3 Aeste ist der Radius (Fig. 4 u. 5 *r*). Schon in frühen Stadien ist er bei unsern Saturniiden 4ästig. Die Gabelung findet sich in der äussern Flügelhälfte. Der hintere Ast der ersten Gabelung liegt zunächst noch dem übrigen Radius dicht an und erstreckt sich nicht sehr weit, etwa bis zur Hälfte der Entfernung bis zum Flügelrand, erreicht aber diesen nicht. Der vordere Ast gabelt sich bald wieder, der Vorderast dieser 2. Gabel erstreckt sich bis an den Aussenrand der Flügelspitze, ebenso der hintere Ast nach einer abermaligen Gabelung. Da auch später in dieser Anordnung keinerlei Aenderung stattfindet, will ich schon hier auf eine Betrachtung der morphologischen Bedeutung dieser 4 Radialäste eingehen. Nach den Untersuchungen von COMSTOCK u. NEEDHAM (5) kann man auf Grund vergleichender Studien als Schema der Radialgabelung 5 Aeste annehmen, die sich in mannigfaltiger Anordnung gruppiren und auch selbst wieder in eine mehr oder minder grosse Anzahl Gabeln zerspalten, aber auch durch Ausfallen von Gabeln theilweise reduciren können. Dem entsprechend wäre hier zu erörtern, ob die hinter dem Vorderast (r_1) gelegenen beiden Gabeläste aus je einer Gabel reducirt zu denken sind und folglich der nach hinten gerichtete innerste Ast als accessorischer Ast aufzuführen ist, oder ob die Gabel den einfachen Aesten des Schemas (oder wenigstens einer davon und der andere einer Gabelung) und der einfache Hinterast somit der reducirten Gabel aus Ast 4 und 5 des Radius entspricht (oder wenigstens Ast 5). GROTE (7) entscheidet diese Frage in jenem Sinne, so dass also der hintere einfache Ast als accessorischer Ast aufzufassen wäre. Veranlasst dazu wird er meines Erachtens durch seine Abbildungen des Flügelgeäders von *Actias selene* L. und *Attacus atlas* L., bei welchen er am 2. (3.) Radialast ein sehr kurzes Aestchen nach dem Vorderrand zu abgiebt. Ich untersuchte zum Vergleich das gesammte Material von *Actias selene* L. und *Actias luna* L. des Kgl. Zoologischen Museums zu Berlin mit Hülfe von Aufhellung durch Xylol, konnte dasselbe jedoch bei keinem Stück constatiren, ebenso fand ich es bei *Attacus atlas* L. nur bei einem Exemplar angedeutet, während es allerdings bei den vorhandenen 3 Exemplaren von *Attacus edwardsi* WHITE in Form eines sehr kurzen und zarten Aestchens deutlich zu sehen war. Ob in diesem Aestchen nun wirklich das Rudiment eines der 5 „Normaläste“ zu erblicken ist, kann man ohne genetische Untersuchungen nicht klarlegen; doch das ist sicher, es gehört nicht dem

normalen Geäder an. Mir scheint es wahrscheinlicher, dass dieses Aestchen ein nur in Folge der grossen Annäherung des Radius an den Vorderrand aus dem Puppenleben von den zahlreichen Capillarästen (Nebentracheen) erhalten gebliebener accessorischer Ast ist. Dafür spräche auch, dass dieses kleine Gabelästchen immer nur dann sich fand oder angedeutet war, wenn sich der Radialast sehr dem Vorderrand genähert hatte. Doch mag dies auch trotzdem anders sein — der folgende Ast ist stets einfach, und so bleibt doch für den letzten Ast des Radius, der nicht den Aussenrand erreicht, auf alle Fälle immer noch mindestens der Ast 5 übrig. Früher wurde er für die Basis der sich im Imaginalstadium ihm anschliessenden beiden vordern Aeste der Media angesehen, später scheint er völlig unbeachtet geblieben zu sein. Zieht man nun Gattungen zum Vergleich hinzu, bei denen sämmtliche 5 Aeste des Radius wohl entwickelt sind, wie z. B. die Gattung *Brahmea* (Brahmeide), die man als Saturniide mit 5ästigem Radius ansehen kann, ferner greife ich noch heraus: Nymphaliden: *Heliconius*, *Acraea*, *Colaenis*, *Atella*; Danaiden: *Amauris*; Lithosiiden: *Setina*, *Calligenia*, *Gnophria*; Arctiiden: *Nemeophila*; Lipariden: *Psilura*, *Porthesia*, *Dasychira*; Notodontiden: *Stauropus*, *Pygaera*; Noctuiden: *Agrotis*, *Gortyna*, *Leucania*, *Caradrina*; Geometriden: *Ortholitha* etc., so findet sich die Thatsache, dass die Gabel der vordern beiden Aeste der Media sich dem Radius ohne Einfügung eines Stieles anlegt, wie z. B. Textfigur B schematisch demonstrirt. Wenigstens ist es nie ein Stiel, der vom Radius aus gebildet worden ist. Zuweilen findet sich nämlich, dass der sich von der Cubitalader aus abspaltende, später noch genauer zu besprechende, die Mittelzelle abschliessende Querast (*q*) [Schlussast] über

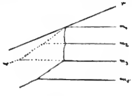


Fig. B.

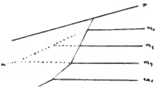


Fig. C.

den vordern Ast der Mediana hinausgeht und nach aussen zu spitz in den Radius mündet (schematisch in Textfigur C), wie es z. B. bei der Gattung *Agraulis* der Fall ist — man erkennt diese Fälle leicht daran, dass der Ast dann den Radius nach aussen zu spitz trifft und

sich nach ihm zu verjüngt, zuweilen ihn auch gar nicht erreicht — oder aber der vordere Ast der Media (m_1) legt sich innerhalb der Querader *q* dem Radius an und bildet so selbst den Stiel (schematisch in Textfigur D), wie es sich z. B. bei *Ornithoptera*, *Papilio* findet, was auch aus Fig. 21 bei *Pieris brassicae* L. ersichtlich ist, bei der allerdings der Radius 4ästig ist (hierüber ausführlich S. 591 u. 592). Bei der Imago hat man einen Anhalt dabei an den concaven Linien der Mittelzelle, die meist als Rudimente der Media und der Basis ihrer 3 (resp. 2) Aeste deutlich zu bemerken sind. An der Hand dieser Thatsachen erscheint es mir als zweifellos, dass der erwähnte Ast mindestens den morphologischen Werth des 5. Radialastes besitzt. Ob nun noch der 4. Radialast in ihm zu suchen ist oder nicht, das vermag ich nicht mit Sicherheit klarzulegen, doch entscheide ich mich, da ich mich zum Zwecke weiterer Ausführung eben entscheiden muss, wenn auch nicht ohne eine gewisse oben entwickelte Begründung (S. 17), dazu, dass er dem Ast 4 und 5 des Radius entspricht. Die Nomenclatur der 4 Radialäste wäre somit, von vorn nach hinten gezählt, folgende: r_1, r_2, r_3 und r_{4+5}.

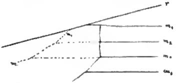


Fig. D.

Dicht hinter der Basis des Radius stülpt sich der gemeinsame Tracheenstamm in ein kurzes Trachealsäckchen (Fig. 4 u. 5) aus, das am Ende eine Anzahl sehr feiner und kurzer Capillaren trägt; morphologisch mag dasselbe vielleicht einer reducirten oder nicht ausgebildeten Ader entsprechen, besonders bei Vergleich mit der grössern Aderanzahl des medianen Vorderflügelstamms; über seine physiologische Bedeutung vermag ich keine Angaben zu machen.

Wie schon früher erwähnt, zweigt sich am radialen Vorderflügelstamm von der Basis ein Ast nach der dorsalen Seite des Prothorakalsegments ab, der dann vor dem Ende durch eine gebogene Commissur wieder mit dem Tracheenstamm verbunden ist. Möglicher Weise könnte man in ihm morphologisch den Rest einer entwicklungsgeschichtlich nur verschwindend gering angelegten dorsalen Prothorakalextremität erblicken; physiologisch vertritt er die Stelle einer Sicherheitsleitung für die Lufternährung des Flügels, da an dieser Stelle die Umbiegung des Flügels der Puppe liegt und so leicht ein mechanischer Druck die Luftzufuhr unterbrechen kann.

An derselben Stelle finden sich am radialen Vorderflügelstamm

noch einige schwache und kurze Aestchen, die jedoch den Flügel nicht erreichen.

Nach diesen Erörterungen wende ich mich nun dem zweiten der beiden Adersysteme des Vorderflügels zu.

Medianer Vorderflügelstamm.

Wie schon aus einem frühern Capitel ersichtlich, entspringt der mediane Vorderflügelstamm (*mv*) gemeinschaftlich mit dem radialen Hinterflügelstamm (*rh*) der Mitte des zwischen Prothorakalstigma und 1. Abdominalstigma (des 2. Abdominalsegments) gelegenen Theils des Lateralstamms, der an dieser Stelle eine dem Luftdruck der Strömungsrichtung entsprechende Windung ausführt.

In gleicher Weise, wie der radiale Vorderflügelstamm mit dem vordern, nicht dem Flügel angehörenden Aste, so ist auch der mediane Vorderflügelstamm (*mv*) mit dem radialen Vorderflügelstamm durch eine gebogene Commissur, die Vorderflügelcommissur, verbunden, die eine gleichmässige Durchlüftung des Flügels sichert, selbst wenn etwa das Prothorakalstigma dauernd durch einen festen Körper oder vorübergehend durch eine Flüssigkeit oder sonst irgend wie verstopft sein sollte. Sie inserirt beim radialen Vorderflügelstamm dicht innerhalb der Basis der Flügeläste, beim medianen Vorderflügelstamm innerhalb der Basis der 3 Hauptäste (Media, Cubitus und Analis) und ist zwar physiologisch, wie eben entwickelt wurde, sehr wichtig, morphologisch von secundärem Werth, durch Verwachsung zweier Aeste entstanden zu denken.

Der mediane Vorderflügelstamm (Fig. 4 u. 5 *mv*) zerspaltet sich eine nicht unbeträchtliche Strecke vor der Flügelwurzel in die eben erwähnten 3 Hauptäste: Media (*m*), Cubitus (*cu*) und Analis (*a*). Die Media gabelt sich etwa in der Mitte des Flügels, der vordere Ast darauf nochmals; sämmtliche 3 Aeste (m_1, m_2, m_3) in frühern Puppenstadien gerade nach dem Aussenrand. Das in Fig. 5 demonstrirte Stadium ist schon aus einer spätern Epoche des Puppenlebens, indem nämlich der 1. Ast der Media (m_1) sich schon dem Radialast r_{4+5} durch eine Windung genähert und ebenso dieser sich unserm Aste zugewendet hat, was im frühern Zustand noch nicht der Fall ist. — Ebenfalls etwa in der Mitte des Flügels gabelt sich der folgende Ast, der Cubitus (*cu*), in 2 Aeste (cu_1 und cu_2), die jedoch in gleichem Entwicklungsstadium ohne weitere Gabelung (oder Queraderbildung) geraden Wegs den Aussenrand erreichen (wie in Fig. 5, edoch ohne die beiden Queradern von cu_1). Auch die Analis (*a*)

ist 2ästig, doch gabelt sie sich schon an der Flügelwurzel (a_1 u. a_2). Von diesen Adern ziemlich isolirt, eine merkliche Strecke innerhalb der Basis der 3 Hauptäste (Hauptadern) entspringen nun noch dicht neben einander 2 dünne Tracheenäste, die Axillaradern. Die 1. Axillaris (ax_1) ist einfach und erreicht den Aussenrand an der hintersten Ecke, die 2. Axillaris (ax_2) ist in demselben frühern Entwicklungsstadium innerhalb des Flügels 3gablig; die 3 sehr dünnen Aestchen wenden sich dem Hinterrand des Flügels zu. Es gehört demnach die nach vorn zu gerichtete Gabelung (q_2) der 2. Axillaris in Fig. 5 einem spätern Stadium an. Innerhalb des Ursprungs der beiden Axillaradern inseriren an dem medianen Vorderflügelstamm noch 2 weitere sehr feine Aestchen, die, genetisch zwar gleichwerthig, jedoch dem Flügel sich nicht zuwenden.

Wir haben also gesehen, der Flügel wird im vorliegenden Stadium durchzogen von 2 Systemen von Luftcanälen, die völlig verschiedenen Bildungsstätten angehören, und die, nur durch eine in noch frühern Stadien wahrscheinlich noch nicht vorhandene schwache Commissur verbunden, keinerlei Gemeinschaft mit einander haben. Wie entsteht nun hieraus das geschlossene Adernetz des Flügels der Imago? In einem etwas spätern Stadium zeigt uns dies Fig. 5. Der hintere Radialast r_{4+5} nähert sich im Laufe der Entwicklung immer mehr dem 1. Ast der Media und dieser wieder an seiner Basis durch eine knieartige Windung dem Radialast. Zu gleicher Zeit entwickeln sich vom 1. Cubitalast (cu_1) 2 feine Gabelästchen, die Anfangs dem Cubitalast cu_1 dicht anliegen, wie es z. B. Fig. 16 bei *Sphinx pinastri* L. zeigt, wo sich allerdings nur 1 Gabelästchen bildet. Erst später werden sie etwas stärker, das eine, der Cubitalquerast q_1, wendet sich durch einen wahrscheinlich in der Verbreiterung der Flügelanlage begründeten Zug dem Vorderrande des Flügels zu, indem es unter m_3 und m_2 hinweg der Basis vom 1. Ast der Media (m_1) zustrebt und sich schliesslich diesem Ast anlegt. Das 2. Aestchen, von sehr geringer Stärke, legt sich dagegen dem 3. Ast der Media (m_3) und in seinem Basaltheil später dem Cubitalquerast q_1 an. Mit diesen Vorgängen zugleich entsendet auch die 2. Axillarader (ax_2) einen feinen Gabelast (Fig. 5 q_2), der sich ebenfalls nach vorn zu wendet, aber nicht unter, sondern über der von ihm liegenden 1. Axillarader (ax_1) hinweg der 2. Analader (a_2) sich anlegt. Es mag die Ursache dieser sämmtlichen Richtungsablenkungen in der Thatsache zu suchen sein, dass das Gebiet des medianen Flügeladersystems jetzt beginnt sich zu verbreitern, und zwar auf Kosten des Gebiets des costalen Flügel-

adersystems. Dieses wird immer mehr und mehr verschmälert, die Adern lagern sich immer dichter, die Folge ist, die Costa wird etwa um $^1/_3$ ihrer Länge gekürzt, auch das Ende der Subcosta wird vom Aussenrand auf den Vorderrand gedrängt. Inzwischen entsteht ein fester Zusammenschluss zwischen dem Radialast r_{4+5} und den Aesten der Media m_1 und m_2, bis endlich jener Ast als Basalstück zu diesen Aesten die Luftzufuhr letzterer vermittelt; ebenso bildet der proximale Theil der Cubitalquerader q_1 das Schlusstück zwischen cu_1 und m_3, während der distale Theil eine Verbindung zwischen m_2 und m_3 darstellt, so dass schliesslich durch Verwachsung die Luftzufuhr der 3 Aeste der Media lediglich durch die neu erworbenen Basaltheile geschieht, was natürlich ohne genetische Kenntnisse den Anschein erweckt, als seien es Aeste der betreffenden Adern. Die Folge ist, die Media und mit ihr der Basaltheil der Gabel reducirt sich immer mehr und obliterirt schliesslich ganz, und mit diesen Adertheilen zugleich verschwinden auch die Analadern (a_1 und a_2), sowie die 3 dünnen Gabelästchen der 2. Axillarader (ax_2); vgl. Parenthese weiter unten. Wir haben jetzt ein Geäder vor uns, das dem in Fig. 7 abgebildeten entspricht, also das definitive Geäder der Imago. Die zarte Axillarader 2 (ax_2) und ihr Querästchen q_2 haben sich stark entwickelt und bilden vereinigt mit der 1. Axillarader (ax_1) [vielleicht auch mit der 2. Analader (a_2); leider konnte dies nicht sicher constatirt werden, da ein günstiges Stadium zur Beobachtung dieser Entwicklung nicht erlangt wurde, doch scheint es mir nach Analogie mit den Formen mit lästiger Analis wahrscheinlicher, dass die 1. Axillaris (ax_1) die definitive Imaginalader bildet], eine feste Stütze des Hinterrandes des Flügels. Die 2. Axillarader überragt selbst nur wenig die Insertionsstelle von q_2 und erreicht nicht den Hinterrand des Flügels. In Form einer schwachen Falte ist die Bahn gekennzeichnet, die früher von der Analader durchlaufen wurde, nur schwache, meist sehr undeutliche Linien in der Mittelzelle deuten auf die einstige Existenz der Basis der Media (bei andern Formen zuweilen deutlicher).

Die Hinterflügel.

Radialer Hinterflügelstamm.

Der radiale Hinterflügelstamm (Fig. 4 u. 6 *rh*), mit dem medianen Vorderflügelstamm an der Basis vereinigt, theilt sich in gleicher Weise wie der entsprechende Stamm des Vorderflügels in 3 Aeste, die Costa (*c*), die Subcosta (*sc*) und den Radius (*r*).

Ebenso findet sich, gleichfalls wie im Vorderflügel, dicht hinter der Basis des Radius eine tracheale, sackartige Ausstülpung. Die Costa (Fig. 6 *c*) ist schwächer als im Vorderflügel und daher meist ziemlich schwierig zu constatiren, besonders da die Freilegung des Hinterflügels der Puppe viel mehr Zeit in Anspruch nimmt und tiefere Eingriffe in den Organismus erfordert. Sie erreicht den Aussenrand des Flügels in den von mir beobachteten Stadien nicht mehr und reducirt sich dann bald bis zum Ende des basalen Drittels des Flügels. Die Subcosta (Fig. 6 *sc*) erstreckt sich wie die des Vorderflügels in gerader Linie bis zur Flügelspitze. Abweichend ist dagegen der Verlauf des Radius (Fig. 4 u. 6 *r*). Während im Vorderflügel der 1. Ast (r_1) ausserhalb der Abzweigungsstelle von r_{4+5} seinen Ursprung nimmt, inserirt er hier weit innerhalb derselben im 1. Drittel der Flügellänge. Der 2. Ast ist ohne Gabel, entspricht somit r_{2+3}, der letzte Ast schliesslich ist homolog mit dem des Vorderflügels und entspricht r_{4+5}.

Was schon in frühern Stadien an der Topographie des radialen Adersystems des Hinterflügels besonders auffällt, ist, dass sich die Basis des Radius sowie besonders der ganze 1. Radialast (r_1) dicht der Subcosta anschmiegt.

Medianer Hinterflügelstamm.

Der mediane Hinterflügelstamm entspringt direct dem 1. Abdominalstigma, also dem Stigma des 2. Abdominalsegments, ein wenig oberhalb des starken Lateralstamms. In ähnlicher Weise wie im Vorderflügel ist auch im Hinterflügel der radiale Tracheenstamm mit dem medianen durch eine gebogene Commissur verbunden, die hier ebenfalls zur Sicherung beständiger Luftzufuhr als Reserveleitung functionirt. ✓Kurz nach Abgabe der Commissur gabelt sich der Stamm, indem er nach vorn die in weitem Bogen sich der Flügelmitte zuwendende Media (Fig. 6 *m*) abgiebt, während die beiden übrigen Hauptäste Cubitus (Fig. 6 *cu*) und Analis (a_1 und a_2) noch bis dicht vor die Flügelwurzel vereinigt sind. Media (*m*) und Cubitus (*cu*) stimmen in Form und Lagerung völlig mit den entsprechenden Adern des Vorderflügels überein, während die Analis (a_1 und a_2) in so fern differirt, als die Gabelung schon auf die Insertionsstelle verlegt ist und so zeigt, dass die Analis aus 2 Adern besteht, der 1. Analader (Fig. 6 a_1) und der 2. Analader (Fig. 6 a_2).

Noch viel weiter innerhalb der Basis der Commissur und viel näher dem Ursprung des Stammes als im Vorderflügel liegt die In-

sertion der beiden Axillaradern, die als feine Adern dicht neben einander dem Stamm angeheftet sind und in mässigem Bogen sich demselben etwas anschmiegen; die erste (ax_1) ähnelt der des Vorderflügels, die zweite (ax_2) ist kurz, ohne Gabelung und in frühern Stadien ohne die Quergabel (q_2). Innerhalb der Insertion der Axillaradern entsendet der auch hier noch einige feine Aederchen, die sich jedoch dem Flügel nicht zuwenden. —

Wie im Vorderflügel nähern sich nun später der Radialast r_{4+5} und der 1. Ast der Media (m_1), dem 1. Cubitalast (cu_1) entsprossen die beiden Queradern, deren erste (q_1) sich der Basis des 1. Astes der Media (m_1) anlegt, indem sie unter m_3 und m_2 hindurch wächst, während die von der 2. Axillaris (ax_2) abgegebene Querader q_2 über der 1. Axillaris (ax_1) und auch über der 2. Analis (a_2) hinweg wächst und sich hier im Hinterflügel scheinbar mehr der 1. Analader zuwendet, im Gegensatz zum Vorderflügel, wo sie sich an die 2. Analader anlegt. Auch hier im Hinterflügel werden diese angestrebten Verbindungen immer fester und erreichen ebenfalls einen festen Tracheenanschluss und Verbindung des radialen und medianen Adersystems, so dass schliesslich r_{4+5} als Basis zum 1. und 2. Ast der Media (m_1 und m_2), q_1 als Basis zum 3. Ast der Media (m_3) functionirt und so diese Adern mit Sauerstoff hinreichend versorgt, dass in Folge dessen die Media nebst der Basis ihrer Gabel überflüssig wird und allmählich gänzlich verschwindet. Zugleich wird nicht nur die 1. und 2. Analis (a_1 und a_2) [anstatt der 2. Analis vielleicht, wenn auch nicht wahrscheinlich, die 1. Axillaris (ax_1), was, wie im Vorderflügel, nicht festgestellt werden konnte], sondern auch die 2. Axillaris (ax_2) mit ihrer eben erst neu gebildeten Querader q_2 völlig absorbirt, wenigstens bin ich nicht in der Lage gewesen, diese letztern beim Flügel der Imago beobachten zu können. Während sich nun so allmählich das Geäder des definitiven Flügels (Fig. 7) bildete, schloss sich auch die Subcosta (sc) immer dichter an den 1. Radialast (Fig. 6 r_1) an, bis sie sich schliesslich völlig mit dieser zu einer Flügelader vereinigte. Die hinter dem kurzen Rudiment der Costa (Fig. 7 c) im Imaginalflügel folgende Ader ist somit nur scheinbar eine einfache Ader, sie hat, wie aus obigen Feststellungen hervorgeht, den morphologischen Werth von 2 Adern, und zwar von der Subcosta und dem 1. Radialast. Als Andeutung des einstigen Verlaufs der scheinbar gänzlich verschwundenen Media zeigen sich auch im Hinterflügel schwache Linien in der Mittelzelle, als Reste der Anal-

adern ist eine Falte zwischen der 2. Cubitalader (cu_2) und der 1. Axillaris bemerkbar (Fig. 7).

Vergleichsmaterial.

Um die gefundenen Resultate einer vergleichend-morphologischen Probe zu unterziehen wurden einige Vertreter anderer Familien untersucht.

Von den Sphingiden wurden eine Anzahl Puppen einer Untersuchung unterworfen, besonders von *Sphinx pinastri* L., auf die sich denn auch die Abbildungen Fig. 15—17 beziehen, da sie mir reichlich zur Verfügung standen. Ein frühes Stadium führt Fig. 15 vor Augen, das eine Entwicklungsform des Vorderflügels repräsentirt mit noch völlig isolirten Adersystemen des radialen und medianen Flügeltracheenstamms. Die Verbindungsbildung ist noch nicht eingeleitet oder angedeutet. Auffällig ist die sehr starke Entwicklung der Costa (Fig. 15 *c*), die an Stärke die erste Stelle im Flügel einnimmt. In der Ausbildung und Anordnung der einzelnen Adern weicht *Sphinx pinastri* L. von unserer *Antheraea pernyi* Guérin durch die vollständige Ausbildung des 4. und 5. Radialasts (Fig. 15 r_4 u. r_5), durch die Verschmelzung vom 2. und 3. Radial (r_{2+3}) und die einfache, umgestaltete Analis (*a*) ab. Auffällig ist vor allem bei demselben die starke Rückbildung der Anfangs so mächtig entwickelten Costa (Fig. 16 *c*), die ihren Grund jeden Falls auch in der Ausbreitung des Gebiets des medianen Adersystems auf Kosten desjenigen des radialen zu suchen hat. Die Cubitalquerader (*q*) hat sich eben als Gabelast des 1. Cubitalastes (Fig. 16 cu_1) gebildet; die Gabelstelle in starker Vergrösserung zeigt Fig. 12, zugleich zur Demonstration der Capillartracheen (Nebentracheen) dienend. Bemerkenswerth ist ferner noch, dass eine Bildung einer Axillarquerader nicht stattzufinden scheint. Es legt sich vielmehr, wie Fig. 17 (Flügel der Imago) veranschaulicht, die 2. Axillarader (ax_2) in ihrem distalen Theil der 1. Axillarader (ax_1) an und verschmilzt hier mit derselben; ebenso findet ein einfaches Anlegen eines Stücks des proximalen Theils des 1. Astes der Media (m_1) an den Radius statt, da eben der 5. Radialast den Aussenrand des Flügels erreicht und so, in bestimmter Lage fixirt, mit dem sich nähernden 1. Ast der Media nicht verschmelzen kann, wie wir dies bei der Entwicklung der Saturniiden gesehen haben. Die ungegabelte Analis verschwindet, während dagegen die beiden Axillaradern erhalten bleiben.

In Fig. 18 ist die Topographie der Vorderflügeladern von *Harpyia vinula* L. in einem schon vorgerückten Puppenstadium abgebildet. Die Costa ist hier stark reducirt, wie bei keiner andern untersuchten Form. Vom Radius sind sämmtliche 5 Aeste wohl entwickelt, und der 1. Ast der Media hat sich schon dem Radius dicht angelegt, während hier allerdings die Cubitalqueraderbildung noch nicht begonnen hat. Das in Fig. 19 wiedergegebene Imaginalstadium zeigt, dass die Cubitalquerader in Folge der starken Näherung des Cubitus und Radius den 1. Ast der Media noch ein zweites Mal an den Radius andrückt und so eine zweifache Berührung des 1. Astes der Media mit dem Radius schafft, in Folge dessen eine kleine, allseitig von Adern umschlossene Zelle entsteht. Sonst bietet vorliegendes Geäder nichts Besonderes und schliesst sich, wie das von *Sphinx pinastri* L., im Wesentlichen den Untersuchungen an *Antheraea pernyi* Guérin an.

Von den Pieriden wurde *Pieris brassicae* L. untersucht. Auch hier konnte die Costa in allen Fällen nachgewiesen werden, wenngleich ich jüngere Stadien zu untersuchen nicht Gelegenheit hatte und so in Folge der starken Ausbreitung des Adergebiets des Medianstamms ihre Stärke und Länge bedeutend an Mächtigkeit eingebüsst hatten. Es scheint überhaupt bei den Pieriden eine starke Reduction der Costa stattzufinden, wie auch das in Fig. 20 dargestellte Puppenstadium des Vorderflügels erkennen lässt. Es entspricht dasselbe etwa der Entwicklung des von Spuler (19) fig. 24 abgebildeten Puppenflügels von *Pieris rapae* und zeigt eine schon von Spuler beobachtete merkwürdige Abweichung, die sich darin äussert, dass der 1. Ast der Media (m_1) dem Radius entspringt. Spuler erklärt dies als cänogenetische Vorwegnahme. Ich glaube mich nicht zu täuschen, wenn ich annehme, dass es nur spätere Stadien sind, bei denen, allerdings etwas abweichend von der sonst vorkommenden Entwicklung, sich zunächst erst der 1. Ast der Media (m_1) dem Radius anschliesst und diesem durch Reduction seiner ursprünglichen Basis scheinbar angehört, dann in gleicher Weise der 2. Ast der Media folgt und erst zuletzt der Cubitalquerast q der 1. Cubitalader (cu_1) einen definitiven Abschluss der Mittelzelle bewerkstelligt. Hierfür spricht auch das von Spuler in fig. 28 abgebildete Geäder einer Puppe, das Spuler als einer anormalen *Pieris brassicae*-Puppe angehörig deutet, das jedoch meines Erachtens nichts weiter als ein früheres Entwicklungsstadium darstellen dürfte, bei welchem eben der 1. Ast der Media noch nicht abgeschnürt und dem Radius aufsitzend ist. Ich halte jedoch dieses Capitel bei weitem noch nicht für klargestellt, besonders da mir Puppen

von *Pieris brassicae* L. zur Untersuchung vorlagen, während nach meinem Dafürhalten die von Spuler in fig. 23 und 28 als Puppengeäder von *Pieris brassicae* L. abgebildeten Figuren einer *Aporia crataegi* L. angehören, da ja auch das als der Imago von *Pieris brassicae* L. angehörig in fig. 23a abgebildete Geäder kein solches ist, sondern den Aderverlauf von *Aporia crataegi* L. darstellt. Wenngleich dieser Irrthum Spuler's bei der nahen Verwandtschaft beider Gattungen für die Resultate nicht schwer ins Gewicht fällt, so wäre es doch sehr wichtig, wenn gerade über die Pieriden, die durch die verschiedene Ausbildung der Anzahl der Adern besonders interessant sein dürften, eine auf umfangreichem Untersuchungsmaterial fussende Durcharbeitung vorgenommen würde.

Uebrigens ist auch im Hinterflügel der Imago von *Pieris brassicae* L. (Fig. 21) die Costa in Form eines kurzen Basalästchens der mit dem 1. Radialast vereinigten Subcosta ($sc+r_1$) ausgebildet. Ast 2 und 3 des Radius sind verschmolzen, die Verschmelzung vom 4. und 5. Radialast ist dagegen mit dem 1. Ast der Media in der gangen Länge zu einer Ader verwachsen (Fig. 21 $r_4+_5+m_1$).

Der bei der Gattung *Pieris* sehr klein entwickelte, oft ganz fehlende 4. Radialast des Vorderflügels scheint im Puppenstadium sich auch erst später anzulegen, in Fig. 20 ist der 4. (resp. 5.) Radialast noch ungegabelt.

Im Anschluss hieran füge ich die Beschreibung zweier interessanter Aberrationen von *Aporia crataegi* L. bei.

Einen Beweis, wie wichtig die Kenntniss abnormer Aderung häufig für Schlüsse auf die Ontogenie, selbst auf die Phylogenie ist, bietet uns das Rippensystem der in Fig. 23 vorgeführten aberranten *Aporia crataegi* L. Die Hinterflügel sind völlig normal, dagegen zeigt der Vorderflügel, dass hier die den Radius mit dem 1. Ast der Media vereinigende Tendenz wirkungslos war, dass also der Ast m_1 ausserhalb der Querader q_1 keinerlei Berührung mit dem Radius eingeht. Diese Aberration ist hierdurch zu dem Besitz des normalen Geäders der Gattung *Hebomoia* Hübner gekommen. Es liegen hiervon 2 symmetrische, aus einer grössern Anzahl normaler Stücke ausgesuchte Exemplare vor. Uebergänge hierzu sind häufiger, auch Exemplare, bei welchen Radius und 1. Ast der Media sich ausserhalb der Cubitalquerader q nur in einem Punkte berühren, gleichen in der Configuration der Rippen etwa der Gattung *Idmais* Boisd. (cf. Schatz, 16). Da sich vorliegende Aberration (Fig. 23) also zu wiederholen scheint, erachte ich unter Berücksichtigung ihrer Wichtigkeit für entwicklungsgeschichtliche Betrach-

tungen und zur Vereinfachung ihrer Anführung eine Benennung für angebracht, ich widme sie daher Herrn Prof. Dr. F. KARSCH, dem ich durch Ueberlassen einer Anzahl seltnerer Arbeiten eine wesentliche Beschleunigung der Orientirung über die Literatur verdanke. Das in Fig. 23 photographisch wiedergegebene Stück von *Aporia crataegi* L. *ab. karschi n.* stammt aus Deutschland, ebenso das zweite Exemplar, doch dürfte genannte Aberration überall unter der Stammform zu finden sein.

Dass in gleicher Weise wie bei der *ab. karschi* im Vorderflügel eine Schwächung der Tendenz des Radius, die Aeste der Media an sich zu ziehen, auch im Hinterflügel vorkommen kann, veranschaulicht das in Fig. 22 photographisch wiedergegebene Exemplar von *Aporia crataegi* L. Er besitzt völlig normale Vorderflügel, während in beiden Hinterflügeln die normaler Weise vereinigten Aeste r_{4+5} und m_1 in ihrem distalen Theil nicht vereinigt sind, sondern eine Gabel bilden, wobei allerdings auf der einen Seite ein Stück der Basis, auf der andern Seite ein Stück des Endtheils des 1. Astes der Media m_1 verloren gegangen ist (Fig. 22).

Rückblick und Discussion.

Die Eintheilung der Flügeladern jedes Flügels in zwei genetisch völlig verschiedene Systeme, das radiale und das mediane Adersystem als Ast von 2 Primitivadern, gestattet uns die wichtige Frage: „Was gehört dem radialen, was dem medianen System an?“ Die Antwort muss immer bestimmt lauten, da eben mit aller Sicherheit constatirt werden kann, ob ein Ast dem einen oder dem andern Stamm angehört. Anders verhält es sich dagegen mit dem SPULERschen System (19), der den Flügel in einen Spreitentheil und einen Faltentheil eintheilt. Ersterm zählt er (abgesehen von der Costa, deren Existenz ja SPULER leugnet), indem ich die hier gebrauchten Benennungen übertrage, die Subcosta, den Radius, die Media, den Cubitus und die Analis zu, letzterm dagegen gehören die beiden Axillaradern an. Es ist ohne weiteres ersichtlich, wie willkürlich dieses System ist. Es vereinigt Aeste, die genetisch völlig verschiedenen Stämmen angehören, und trennt Aeste, die einem Stamm angehören, während es doch, selbst bei nahe verwandten Formen, oft ausserordentlich schwierig ist, Adern desselben Stammes zu identificiren; haben wir doch selbst gesehen, dass die Analis im Puppenflügel bei manchen Formen gegabelt ist, dass ferner

die Gabelung bis auf die Basis verlegt sein kann, dass also aus einen Ast scheinbar 2 Aeste entstehen. Nimmt man nun die Analis lästig an, wie es gewöhnlich zu sein scheint, so würde man ohne Kenntniss von Zwischenformen die 2. Analis als 1. Axillaris zählen müssen. Aber auch abgesehen davon, die Anordnung der Ursprungspunkte der Aeste ist sehr variabel und verschiebbar, selbst bei verschiedenen Individuen derselben Art, ebenso sind die Axillaradern sehr variabel. Es wird demnach, selbst wenn wir nur bei den Schmetterlingen bleiben, sehr in Zweifel gestellt, ob wir überhaupt immer in der Lage sein werden, die Aeste verschiedener Formen zu homologisiren. Noch weniger günstig sind die Aussichten, wenn wir andere Insectenordnungen vergleichen. Dagegen ist immer zu constatiren, welchem Stamm eine Ader angehört, ob dem radialen oder dem medianen. Betrachten wir z. B. ein sehr niedrig stehendes Insect mit sehr ursprünglichen Flügeln, wie etwa einen Physopoden mit gut entwickeltem Adersystem, so finden wir 2 Adern, die den Flügel durchziehen, deren sichere Deutung Redtenbacher (15) 1886, p. 184 unmöglich schien. Es sind die primitiven Stämme, der ungegabelte radiale und der ungegabelte mediane Stamm; Hagen (9) erkannte dies schon 1870 auf Grund vergleichender Untersuchungen (p. 317). Er vertheilt das Adersystem auf 2 Hauptadern, die jede an der Basis nach vorn und hinten einen Ast abgeben. Die beistehenden Figuren lassen allerdings erkennen, dass er keine richtige Vorstellung über ihre Zusammengehörigkeit hatte, was aber ohne Hinzuziehung entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen auch nicht möglich war. Auch Comstock u. Needham (5) vertheilen die Flügeladern auf zwei verschiedene Gruppen, die Costo-radial-Gruppe und die Cubito-anal-Gruppe, nehmen aber 2 longitudinale Tracheenstämme des Thorax an, aus denen sie die Stämme entstehen lassen (p. 88).

Spuler (19) wendet sich allerdings gerade gegen die Anschauung Hagen's (9), die Zurückführung der Flügeladern auf 2 Hauptstämme. Er schreibt p. 60: „Die Art und Weise aber, wie er das Geäder aus 2 Hauptstämmen ableitet, zeigt, dass er keine richtige Vorstellung vom Bau des primitiven Flügels hatte, denn das Ursprüngliche ist gerade nicht die Vereinigung aller Adern in 2 Stämme (ein Verhalten, das durch die dadurch bedingte grössere Flugfähigkeit seine Erklärung findet), sondern ursprünglich sind die Flügel von mehreren ungefähr gleich starken Stämmen durchzogen."

Die Unmöglichkeit einer Aufrechterhaltung dieses Dogmas eines Primitivfächers als Ur-Typus des Insectenflügels beweisen eigent-

lich schon die Betrachtungen Redtenbacher's (15), die er folgendem Satz anschliesst (p. 155): „Ebenso leicht lässt sich erkennen, dass auch die Grösse des Flügels von bedeutendem Einfluss auf die Zahl der Adern ist, weshalb kleine Formen fast ausnahmslos ein viel spärlicheres Geäder besitzen als Insecten mit grossen Flügeln." Trotzdem zeigt es sich, dass er gleicher Ansicht ist, er schreibt vorher: „Es erscheint demnach unzweifelhaft, dass die ältesten Insectenformen gewissermaassen mit einem Ueberschuss von Adern versehen waren, dass dagegen im Laufe der Entwicklung durch Reduction alles Ueberflüssige entfernt und auf diese Weise ein einfacheres System des Flügelgeäders geschaffen wurde." Diese Anschauung mag wohl an und für sich richtig sein, jedoch nicht für die ältesten Insecten, denn vor den Aesten muss doch der Stamm sich erst gebildet haben. Wir finden auch bei niedrigen und kleinen Insecten oft nur die beiden Hauptstämme (vgl. S. 29: Physopoden) oder einen derselben ausgebildet. Bei dem ausserordentlich hohem geologischen Alter der Insecten ist es sehr wahrscheinlich, dass die Insecten die Flügel bei einem zweifellos sehr hohen Wassergehalt der Luft und beständiger Feuchtigkeit unter gänzlich andern klimatischen Verhältnissen als echte Landthiere als Kiemen benutzt haben, Anfangs wahrscheinlich sogar ohne irgend welche Tracheen, physiologisch etwa analog den Coxalsäcken unserer heutigen Collembolen, die bei der Gattung *Sminthurus* eine starke Ausbildung besitzen (Pancritius, 13, hält zwar die Tracheenlosigkeit der ersten Flügelanlagen in der Raupe als Grund gegen die Annahme einer Primitivfunction der Flügel als Tracheenkiemen), ohne jedoch dabei die Frage zu berühren, ob sie etwa den Tracheenkiemen der Abdominalsegmente gewisser Insectenlarven entsprechen oder nicht. Erst später mögen sich dann unsere beiden Haupttracheenstämme ausgegebildet haben. Durch völlige Veränderung der klimatischen Verhältnisse dürften dann die Flügel secundäre Functionen, wie bei springenden Insecten besonders als Fallschirme, übernommen haben und erst dann, besonders bei Vergrösserung des Körpervolumens durch functionellen Reiz[1]), eine übermässige Grössenausbildung erfahren haben, die eine Festigung derselben nothwendig machte und die Bildung einer grossen Anzahl Adern zur Folge hatte, die erst nach und nach durch Centralisation in die dem Gebrauch des Flügels entsprechenden Kraftlinien reducirt wurden, um dem zweckmässigsten Materialersparniss Rechnung zu tragen. In diesem Sinne ist es auch richtig, dass geologisch ältere Formen eine grössere

1) Roux, Wilh., Der Kampf der Theile im Organismus, Leipzig 1881.

Aderanzahl haben. Wenn unsere geologisch ältesten bekannten Insecten ein dichtes Adernetz besitzen, so beweist dies nur, dass sich unsere paläontologischen Kenntnisse eben auf ältere Formen oder gar die Urformen noch nicht erstrecken; alle bisher als ältest bekannten Insectenabdrücke gehören schon relativ hoch entwickelten Insecten an, die meist durch Grösse und starke Chitinisirung charakterisirt sind. Ob wir je in der Lage sein werden, wirkliche Urinsecten geologisch nachzuweisen, ist sehr fraglich, dann müsste man geradezu einen Bernstein des paläozoischen Zeitalters finden, denn es ist schon nicht ganz einfach, gute Dauerpräparate von unsern niedrig stehenden recenten Formen herzustellen, wie sollten sich solche meist kleine und zarte Thierchen durch das ganze geologische Zeitalter hindurch erkennbar erhalten können? Da ist es schon wahrscheinlicher, dass sich geflügelte Urinsecten mit relativ geringer Veränderung und Umbildung bis heute erhalten haben.

So gehören zweifellos die Psociden (wie auch die Physopoden) zu unsern ältesten und ursprünglichsten geflügelten Insecten und stehen den Collembolen, besonders der Gattung *Sminthurus*, viel näher als alle übrigen Insecten. (Die geringere Segmentanzahl letzterer ist dieser Annahme nicht hinderlich, da ja auch bei vielen andern Insecten, wie z. B. bei vielen Dipteren, eine starke Reduction der Anzahl der Abdominalsegmente eingetreten ist.) Paläontologisch sind sie, abgesehen vom tertiären Bernstein, zwar noch nicht nachgewiesen, doch liegt dies eben an ihrer Zartheit, Kleinheit und ihrer geringen Chitinisirung; dagegen sind ja dafür die verwandten [1]), aber viel höher entwickelten und viel stärker chitinisirten Termiten schon aus der paläzoischen Formationsgruppe bekannt und gehören als Vertreter der Fauna der Steinkohlenformation überhaupt zu den ältesten geologisch bekannten Insecten. Den sehr alterthümlichen Typus der Psociden beweist aber abgesehen davon auch ihre Entwicklungsgeschichte, ihre Morphologie, ihre Biologie und nicht zum geringsten ihre Nahrung. Fast ausnahmslos leben sie von niedrigen Schimmelpilzen, Algen und Flechten, nur sehr wenige Formen von organischen Resten. Die Orthopteren und Neuropteren gehören wohl geologisch zu sehr alten Insecten, stellen aber in Folge Sonderanpassung und Entwicklung nichts weniger als geflügelte Urinsecten dar. Auch die Nahrung spricht hierfür, sie leben meist von Phanerogamen, vom Raub oder sogar entoparasitär (z. B. *Coniopteryx*) [2]). Da sich daher die Psociden sehr gut zu Be-

1) Die Ordnung der Corrodentien wird nach Brauer gebildet von den Psociden, Embiiden, Termitiden und Mallophagen.

2) Tetens, H., Ueber Parasiten der Kleinzirpen, in: Ent. Nachr.,

trachtungen eignen, möchte ich bei dieser Gelegenheit einige kurze Bemerkungen einfügen, auf die ich an anderer Stelle ausführlicher eingehen will. — Hier finden wir bei Gruppen, die in der Entwicklung sehr niedrig stehen, wie z. B. die Atropinen, Formen ohne Flügel und mit rudimentären Flügeln. Letztere haben meist sogar keine Adern. Wären sie rückgebildet und erst rudimentär geworden, so wären die Adern nicht gänzlich verschwunden, wie wir es bei höhern Formen mit rudimentären Flügeln finden, wo zuweilen trotz der sehr kleinen Flügel das ganze Adersystem erhalten ist (z. B. bei einigen Cäciliinen). Nun finden sich gerade bei den Psociden einige Formen, die durch die Gesammtorganisation eine sehr niedrige und alterthümliche Entwicklung aufweisen, die aber sich durch eine verhältnissmässig bedeutende Körpergrösse auszeichnen. Ein solches Thier ist z. B. *Calopsocus infelix* Hagen aus der indischen Region, oder *Neurosema apicalis* McLachlan aus Neuguinea. Hier finden wir die Flügel von einer ungewöhnlich grossen Anzahl Adern durchzogen, und zwar sehr unregelmässig. Jedes Exemplar hat daher völlig anderes Flügelgeäder, ebenso sind die Flügel der linken und rechten Körperhälfte gänzlich verschieden geadert. Sehr günstige äussere Verhältnisse haben solche alterthümlichen Formen erhalten. Es war gewissermaassen immer ein Ueberschuss von Energie vorhanden, so dass nie nothwendig wurde, die Flügel zum Flug und für Materialersparniss günstiger umzugestalten. Nach der Angabe Hagen's hat erstere gemäss der Beobachtung von Nietner einen sehr unsichern und taumelnden Flug. Solche Formen haben naturgemäss eine nur sehr geringe Verbreitung. Höhere Formen zeigen bedeutend reducirtes Geäder und eine meist weite Verbreitung.

Nach diesen Betrachtungen über Urgeäder wende ich mich wieder zur Sache.

Adolph (1) glaubte (1880) in den concaven Linien und Falten rudimentäre Adern zu erkennen und führt diese Anschauung ohne Berücksichtigung entwicklungsgeschichtlicher Thatsachen durch (Schmetterlinge, p. 233—238, tab. 1, fig. 3). Schon Van Bemmelen (20) weist diese falsche Auffassung auf Grund von Untersuchungen am Puppenflügel zurück (1889, p. 10 u. 11). Auch Erich Haase (8) erkennt die Unrichtigkeit der Adolph'schen Theorie und behauptet dies in der letzten seiner 9 „Thesen" (1891). Aber erst Spuler (19) führt dies an der Hand genetischer Untersuchungen eingehender durch

1889, p. 1—3 (nach Vergleich mit den Originalen: *Coniopt. psociformis* Curt.); v. Schlechtendal, H. R., in: Jahresber. Ver. Naturk. Zwickau, 1881, p. 26—31, mit Taf., und 1882, p. 45—47.

(1892). Der Verdienst Adolph's liegt also darin, dass er auf die sogenannten „Falten“ im Insectenflügel hinwies; die Unrichtigkeit, dass er ihnen allen morphologische Bedeutung zusprach, konnte er an der Hand blosser vergleichender Untersuchungen von imaginalen Insectenflügeln ohne ontogenetische Untersuchungen nicht vermeiden. Es hat eben nur ein beschränkter Theil der Falten und Linien genetische Bedeutung, so die rudimentären Linien der Mittelzelle als Reste der Media und die Reste der Analis, während die meisten „Concavfalten“ nur einen praktischen mechanischen Werth für die Flugbefähigung repräsentiren dürften. Jene haben also morphologische, diese dagegen physiologische Bedeutung.

Die Spuler'sche Ansicht, dass „die Queradern das Bild nur compliciren und keine tiefergehende Bedeutung haben“, ist schon durch die allgemeinern Arbeiten Comstock u. Needham's (5) und durch vorliegende Untersuchung widerlegt. Alle Queradern sind eben genetisch Längsadern.

Redtenbacher (15), beeinflusst von Adolph, theilt die Adern ebenfalls in Convex- und Concavadern ein (erstere zählt er mit ungeraden, letztere mit geraden Zahlen) und rechnet fälschlicher Weise auch die wohl entwickelte Subcosta zu den „Concavadern“; seine Vertheilung der Aeste auf die einzelnen Adern ist ohne genetische Begründung und willkürlich. So zählt er immer den 3. Ast der Media als 1. Ast des Cubitus, indem er diesen und die beiden Cubitaläste als Ader VII zusammenfasst.

So viel Versuche auch gemacht wurden, eine begründete Adervertheilung zu schaffen, erst mit Spuler (19, 1892) haben wir eine Astvertheilung von genetischem Standpunkt, und hierin liegt auch die grosse Bedeutung der Spuler'schen Arbeit. Ein solches Adersystem hat allein eine morphologische Bedeutung, während alle bisherigen Systeme nur topographische Bedeutung besitzen. Einen wesentlichen Fortschritt bedeuten die Arbeiten von Comstock u. Needham (5), bei welchen die Resultate Spuler's auf die übrigen Insecten übertragen werden und auch hier ihre Bestätigung finden. Sie erkennen, wie schon erwähnt wurde, die Existenz der von Spuler übersehenen Costa und führen eine einheitliche, genetisch begründete Benennung der Adern durch, indem sie die von Redtenbacher (15) benutzten Bezeichnungen übernehmen, die auch in vorliegender Arbeit, allerdings mit einer Ergänzung durch Einführung der Benennung der hinter den oder der Analader liegenden Adern als Axillaradern, angenommen wird.

GROTE (7) bedient sich gleichfalls der REDTENBACHER'schen Bezeichnung der Flügelrippen in seiner Arbeit über die Saturniiden. Er entwickelt hierbei die Theorie, dass die Unterfamilie *Attacinae* mit offener Mittelzelle die phylogenetisch jüngsten Formen enthält. Er schreibt p. 11: „Der höhere der beiden Typen (der Saturniides) hat die Costalfläche der Oberflügel dadurch verstärkt, dass die obern Zweige der „Media“ oder Mittelrippe, durch den Radius an sich gezogen werden. Die Vervollkommnung dieser Tendenz offenbart sich im Verschwinden des Mittelzellenschlusses“, und p. 12: „Die Evolution des Flügelbaues der Saturniidae gipfelt also in dem Verschwinden der Media oder Mittelrippe.“ — Nun haben wir aber an der Hand der Entwicklung des Geäders gesehen, dass der Mittelzellenverschluss keineswegs von der Media, sondern vom Cubitus aus vor sich geht und dass er erst relativ spät gebildet wird, ja dass er, wie wir auf Grund des zu besprechenden einseitigen Rückschlags von *Telea polyphemus* CRAMER (1775) constatiren können, bei Entwicklungshemmungen überhaupt gar nicht ausgebildet wird. Es ist daher eine so bestimmte Fassung der ersten Behauptung nicht angebracht; wenn man zwar auch die Möglichkeit einer Bildung und spätern Rückbildung des Mittelzellenschlusses nicht gänzlich abweisen kann, so hat doch die Wahrscheinlichkeit sehr viel für sich, dass es eben zu einem Mittelzellenschluss bei der Gattung *Attacus* gar nicht kommt. Solche Fragen sind eben nur an der Hand entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen mit Sicherheit zu beantworten. Uebrigens fehlt auch der Mittelzellenverschluss bei vielen Nymphaliden-Gattungen. Als Widerlegung der zweiten Behauptung GROTE's brauche ich nur anzuführen, dass bei allen Harmoncopoden (KARSCH, 11), also dem grössten Theil der frühern Macrolepidopteren, und einem Theil der Stemmatoncopoden die Media nicht mehr noch weniger verschwindet als bei den Saturniiden.

Die soeben erschienene Arbeit über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel von GÜNTHER[1]) berücksichtigt nur den histologischen Bau desselben.

1) GÜNTHER, KONRAD, Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901, p. 551—572, tab. 42.

Die einseitige Hemmungsbildung von *Telea polyphemus* Cramer 1775.

Die Larve vorliegender hervorragenden Abnormität wurde im Jahre 1893 von Herrn Johannes Cramer in Leipzig aus dem Ei gezüchtet und ergab im Frühjahr 1894 den Falter. Nach Angabe des Züchters fanden sich an der Larve keinerlei Anormalitäten. Das Exemplar, ein Weibchen, das sich in meinem Besitz befindet, fällt schon auf den ersten Blick durch die matte, chitinartige Färbung der rechten Flügel auf und besonders durch das völlige Fehlen der als „Augen" bezeichneten glasigen, unbeschuppten, kreisrunden Stelle in der Mitte des Vorder- und Hinterflügels am äussern Ende der Mittelzelle. Am besten demonstrirt dies Fig. 3, eine in durchfallendem Licht aufgenommene photographische Wiedergabe (von unten) und die in Fig. 2 fixirte Ansicht von der Unterseite. Von der Oberseite betrachtet (Fig. 1), scheint allerdings auf dem Hinterflügel noch ein Rest der Augen vorhanden zu sein, doch lehrt schon ein Vergleich mit der entsprechenden Stelle im linksseitigen normalen Flügel, dass es sich nur um eine Erhaltung der die Augen umgebenden Zeichnung des Flügels handelt, die natürlich nicht den Augen selbst angehört.

Genau betrachtet, bestehen nämlich die Augenfelder beider Flügel, sowohl von der Oberseite als auch von der Unterseite aus betrachtet, aus einer glasigen, schuppenlosen Membran, die von einem breitern Ring gelber Schuppen und ausserhalb dieses Ringes noch von einem zweiten schmalen Ring schwarzer Schuppen umgeben wird. Auf der Ober- und Unterseite der Vorderflügel und auf der Unterseite der Hinterflügel ist nun ausser dem röthlichbraunen Farbton der Flügel keinerlei umgebende Augenzeichnung vorhanden, es obliterirt also mit dem Verschwinden der eigentlichen Augenfelder die ganze Augenzeichnung völlig, während auf der Oberseite der Hinterflügel die ausserhalb der Augenfelder befindliche Augenzeichnung dem übrigen Flügelfeld angehört und trotz Verschwindens der Augenfelder natürlich erhalten bleibt. Sie besteht aus einer das Augenfeld umgebenden sammetschwarzen, annähernd kreisförmigen Fläche, die an der Innenseite der Augenfelder mit hellblauen Schuppen durchsetzt ist. Diese schwarzen und hellblauen Schuppen finden sich also auf der Oberseite des abnormen Hinterflügels erhalten, wenn auch, wie überhaupt die ganze rechte Seite, stark verblasst.

Während der Grundton der linken normalen Seite eine röthlichbraune Färbung aufweist, ist er auf der rechten Seite sehr blass hell

gelbbraun und repräsentirt so durch die äusserst geringe Pigmentirung fast nur die Chitinfarbe. 2 Inseln finden sich allerdings, die einen etwas dunklern röthlichen Ton zeigen, ein die Basis des Cubitus begleitender Streifen bis zu dem 3. Ast der Media auf der Oberseite, auf der Unterseite ein schmales Streifchen an dem normaler Weise gänzlich verschwindenden, stark angedeuteten Basaltheil des 1. Astes der Media. Auf der Unterseite beider Flügel ist die dunkle Zeichnung fast gänzlich verschwunden und nur als schwacher Hauch erkennbar (Fig. 2), während auf der Oberseite der graue Vorderrandstreifen des Vorderflügels seine 2 dunklen Apicalflecke, sowie der parallel dem Aussenrand verlaufende schwarze Streif der Vorder- und Hinterflügel theilweise hervortreten und matt pigmentirt sind. Am übrigen Körper, den Beinen und den Fühlern sind keine bemerkbaren Anormalitäten zu erkennen. Auch an Grösse sind die Flügel der rechten Körperhälfte bedeutend reducirt, wie man an den Photographien und dem in Fig. 8 und 9 wiedergegebenen Geäder ersehen kann; die grösste Länge des linken Vorderflügels beträgt 55 mm, die des rechten nur 50 mm.

Adersystem.

Das Geäder des normalen *Telea polyphemus* Cramer 1775 weicht von dem des *Antheraea pernyi* Guér. nur durch die Lagerung des 1. Radialastes ab. Während er bei dieser kurz vor dem Ursprung des 3. Radialastes (Fig. 7 r_3) entspringt, inserirt er bei *Telea polyphemus* kurz vor der Basis des letzten (hintersten) Radialastes (Fig. 8 r_{4+5}).

Das Spiegelbild der anormalen rechten Seite wird in Fig. 9 abgebildet. Zunächst fällt hier in die Augen, dass sowohl im Vorderflügel als auch im Hinterflügel die vom 1. Cubitalast gebildete Cubitalquerader (q_1) völlig fehlt. Ferner bemerkt man den 3. Ast der Media beider rechten Flügel zwar dem 1. Cubitalast genähert, als Ausdruck des Bestrebens, sich mit ihm zu vereinigen, doch ist ein definitiver fester Zusammenschluss nicht entstanden, vielmehr ist seine ursprüngliche Basis sowie die der ganzen Media und ihres 1. und 2. Astes (m_1 und m_2) verhältnissmässig stark angedeutet, wie es auch die in durchfallendem Licht aufgenommene Photographie Fig. 3 deutlich zeigt. Wir finden also die unter normalen Verhältnissen verschwindende Basis der Media und ihrer Aeste sehr unvollkommen reducirt und einen völligen Mangel der Cubitalquerader, also eines Mittelzellenschlusses. Ausser der in durchfallendem Licht dargestellten Abbildung Fig. 3 lassen die Photographien von der dorsalen

Seite aus (Fig. 1) und von der Ventralseite aus (Fig. 2) diese Verhältnisse deutlich erkennen. Vergleicht man nun diesen Befund mit den früher entwickelten Thatsachen der Morphologie der Puppe von *Antheraea pernyi* Guér., so erkennt man, dass die Lagerungsverhältnisse des Adersystems völlig mit einer im Puppenleben bei normaler Entwicklung sich findenden Entwicklungsphase übereinstimmt.

Die abnormen Flügel der rechten Seite unseres Thieres repräsentiren somit von ontogenetischem Standpunkt aus ein Puppenstadium, das sich bis zum Imaginalleben erhalten hat.

Ein Vergleich der Maassverhältnisse einzelner Strecken der Adern zeigt übrigens, dass eine Hemmung besonders in der mittlern Zone der Flügel stattgefunden hat. Hiermit erklärt sich auch das Verschwinden der Augenfelder. Für phylogenetische Betrachtungen haben wir hiermit das wichtige Resultat erlangt, dass sich die Saturniiden aus Formen mit Flügeln ohne Augenfelder und ohne Cubitalqueradern durch Ausdehnung der mittlern Flügelzone entwickelt haben. Die Augenfelder der Saturniiden sind also eine verhältnissmässig späte phylogenetische Errungenschaft.

Von phylogenetischem Standpunkt aus ist unser Exemplar somit ein einseitiger Rückschlag nach einem jetzt nicht mehr lebend erhaltenen Schmetterlingstypus.

Wie schon in den einleitenden Worten erwähnt, sind bei Betrachtung der Ursachen eines solchen Erhaltungszustands eines Entwicklungsstadiums bis zum Imaginalleben zwei Punkte zu berücksichtigen, die Anlage im Ei und spätere Einwirkungen. Verlegt man diese Einwirkungen auf die Entwicklung des Individuums auf einen sehr frühen Zeitpunkt, schliesslich auf die Zeit vor dem Befruchtungsvorgang im Ei oder gar in die Zeit der Bildung des Eies, so nähern sich Anlage und äussere Ursachen immer mehr um schliesslich bei der Bildung des Eies zusammenzufallen (vgl. S. 2). Eine principielle Trennung der Einwirkungen von aussen und der Einwirkungen von innen ist also in frühen Entwicklungsstadien nicht herzustellen, es sind eben immer physikalische (mechanische) Vorgänge (Wärme, Kälte, Spannungsverhältnisse, Druck, chemische Vorgänge etc.), die auf den sich entwickelnden Organismus fördernd oder hemmend einwirken.

Ob wir in vorliegendem Fall eine Abnormität der Anlage oder Einwirkungen während des Verlaufs der Entwicklung zu vermuthen haben, vermag ich nicht zu entscheiden, doch kann jede von beiden Ursachen eine gleiche Hemmung der Entwicklung hervorrufen. Wir

können uns also unsere Abnormität sowohl durch die eine wie durch die andere als auch schliesslich mit Hülfe beider entstanden denken; alle sind befähigt, einen gleichen Rückschlag, eine gleiche Hemmung zu erzeugen. Nehmen wir an, sie sei durch eine spätere Einwirkung entstanden, so kämen hierhei hauptsächlich Einwirkungen während des Puppenlebens in Betracht, sei es nun, dass sich etwa die Stigmen der rechten Körperhälfte ganz oder theilweise verstopft hatten, sei es, dass auf eine andere Weise die Ernährung der rechten Körperhälfte vermindert wurde, sei es, dass die Anlage der rechten Flügel durch Druck oder chemische Einwirkung geschwächt wurde. Eine Kenntnissnahme der directen äussern Ursache wäre vielleicht mit Hülfe einer Section des frisch geschlüpften Falters möglich gewesen.

Noch während der Correctur erhalte ich Kenntniss von einem interessanten Exemplar eines *Antheraea pernyi* Guér. ♀, das sich im Besitze des Herrn E. Suffert, Berlin, befindet und füge daher noch einige kurze Bemerkungen über dasselbe hier an. Es fehlt bei diesem Stück der Augenfleck mit der umgebenden Zeichnung nur auf dem linken Vorderflügel, während der linke Hinterflügel völlig normal entwickelt ist. Die Färbung des abnormen Flügels ist nicht abweichend, dagegen ist seine Länge ein wenig kürzer als die des rechten Vorderflügels. Sehr interessant ist, dass die Cubitalquerader nur in Form eines kurzen Stummels am Ast m_3 deutlich ausgebildet ist, während sich ein undeutlicher Rest noch bis zur halben Entfernung, bis zum Ast m_2 erkennen lässt. Ausserdem sind m_1 und m_2 mehr einander genähert als im rechten Vorderflügel. Es zeigt diese Abnormität somit eine interessante Zwischenform zwischen dem normal entwickelten Flügel und der besprochenen Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* Cr. und beweist zugleich, dass auch bei *Antheraea pernyi* Guér. ähnliche Hemmungsbildungen auftreten können, von der ja die Entwicklung der darauf bezüglichen Verhältnisse untersucht wurden, und dass überhaupt die Saturniiden mit geschlossener Mittelzelle eine Neigung haben, den Mittelzellenschluss nicht auszubilden.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

1) Tracheencommissuren sind morphologisch Verwachsungen symmetrisch liegender oder auch sonstiger Tracheen, physiologisch Reserveleitungen für eine gleichmässige und gesicherte Luftzufuhr.

2) Das Adersystem jedes Flügels gehört zwei genetisch völlig verschiedenen Systemen an, dem radialen Flügelstamm und dem

medianen Flügelstamm; die SPULER'sche Eintheilung in einen Spreitentheil und einen Faltentheil ist willkürlich.

Schema des Vorderflügels eines Schmetterlings.

Radialer Vorderflügelstamm	Costa	1ästig (d. h. ungegabelt)	(c)
	Subcosta	1ästig	(sc)
	Radius	5ästig	(r_1, r_2, r_3, r_4, r_5)
Medianer Vorderflügelstamm	Media	3ästig	(m_1, m_2, m_3)
	Cubitus	2ästig	(cu_1, cu_2)
	Analis	1—2ästig (verschwindet)	(a_1, a_2)
	1. Axillaris	1ästig	(ax_1)
	2. Axillaris	1—3ästig (Aeste verschwinden)	(ax_2).

3) Der Schluss der beiden Adersysteme geschieht durch Bildung einer oder zweier Aederchen vom 1. Cubitalast aus (nicht von der Media).

4) Die Costa der Schmetterlinge ist trotz REDTENBACHER (1886), SPULER (1892) und ERICH HAASE (1891) vorhanden und tracheal angelegt.

5) Die Subcosta des Hinterflügels verschmilzt mit dem 1. Radialast zu einer Imaginalader.

6) Alle Queradern haben morphologisch (genetisch) die Bedeutung von Längsadern.

7) Die Concavadern und Falten ADOLPH's haben meist blos eine physiologische und nur theilweise eine morphologische Bedeutung.

8) Auf Grund der besprochenen Hemmungsbildungen bei *Telea polyphemus* CR. und *Antheraea pernyi* GUÉR. und ontogenetischer Thatsachen — der Typus der Saturniiden mit offner Mittelzelle stellt ein Entwicklungsstadium der Formen mit geschlossener Mittelzelle dar — sind die Saturniiden mit geschlossener Mittelzelle als phylogenetisch jünger zu betrachten als diejenigen ohne Mittelzellenschluss. Die Theorie GROTE's (1896), die Attacinen seien phylogenetisch jünger, ist also im entgegengesetzten Sinne richtig.

9) Eine Untersuchung der Entwicklung des Adersystems der Pieriden dürfte für wichtige phylogenetische Schlüsse von grossem Werth sein.

10) Die Geäderconfiguration des besprochenen Rückschlags repräsentirt von ontogenetischem Standpunkt ein Puppenstadium, das sich bis zum Imaginalleben erhalten hat, von phylogenetischem Standpunkt ein einseitiges Rückgreifen auf ein phylogenetisch früheres Stadium, das sich normal bei keinem lebenden Saturniiden erhalten hat.

11) Die Flügelvergrösserung findet onto- und phylogenetisch hauptsächlich in der mittlern Zone der Flügellänge statt.

12) Die Augenfelder der Saturniiden sind eine phylogenetisch späte Errungenschaft zur Vergrösserung der Flügel und Flugfähigkeit.

Literaturverzeichniss.

1) Adolph, Ernst, Ueber Insectenflügel, in: Nova Acta Leop.-Carol. Akad., V. 41, Pars 2, No. 3, Halle 1880, p. 215—291, mit 6 Taf. (27—32).

2) Agassiz, The classification of Insects from embryological data, in: Smithson. Contrib., 1850, March 6, V. 2

3) Brauer, Friedrich, Ansichten über die paläozoischen Insecten und deren Deutung, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, V. 1, 1886, p. 85—126, mit 2 Taf. (7, 8).

4) Brauer, F., und Joseph Redtenbacher, Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insecten, in: Zool. Anz., 1888, p. 443—447.

5) Comstock and Needham, The wings of Insects. A series of articles on the structure and development of the wings of Insects, with special reference to the taxonomic value of the characters presented by the wings, Ithaca U. S. A. 1899. Reprinted from: Amer. Naturalist, 1898 and 1899, V. 32, 33.

6) Enderlein, Günther, Vorkommen von unilateralem Melanismus bei Hadena strigilis L., in: Z. Naturw., Halle, V. 67, 1894, p. 458.

7) Grote, Radcliffe A., Die Saturniiden (Nachtpfauen), in: Mitth. Römer-Mus. Hildesheim, No. 6, Juni 1896, p. 1—28, 3 Taff.

8) Haase, Erich, Zur Entwicklung der Flügelrippen der Schmetterlinge, in: Zool. Anz., 1891, p. 116—117.

9) Hagen, Ueber rationelle Benennung der Geäder in den Flügeln der Insecten, in: Stettin. entomol. Z., 1870, p. 316—320, tab. 3.

10) Herold, Entwicklung der Schmetterlinge, 1815, mit Atlas.

11) Karsch, F., Giebt es ein System der recenten Lepidopteren auf phyletischer Basis? in: Entomol. Nachr., Jg. 24, 1898, No. 19, p. 296—303.

12) Landois, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe, in: Z. wiss. Zool., V. 21, 1871, p. 305—315.

13) Pancritius, Paul, Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwicklung bei den Insecten, Inaug.-Diss., Königsberg i. Pr. 1884.

14) Petersen, Wilhelm, Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren, in: Abh. Akad. Wiss. Petersburg, 1900, (8.) V. 9, No. 6, p. 1—144, 6 Taff.

15) Redtenbacher, Joseph, Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, 1886.

16) Schatz, E. (fortgesetzt von J. Röber), Die Familien und Gattungen der Tagfalter systematisch und analytisch bearbeitet, Fürth 1892, mit 50 lith. Taf. und 78 Textfiguren.

17) Semper, C., Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 8, 1857, p. 326—339, tab. 15.

18) Speyer, A., Zur Genealogie der Schmetterlinge, in: Stettin. entomol. Z., 1870, p. 202—223.

19) Spuler, A., Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge, in: Z. wiss. Zool., V. 53, 1892, p. 597—646, tab. 25—26.

20) Van Bemmelen, J. F., Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln, in: Tijdschr. Nederland. dierk. Vereen., (2) V. 2, Afl. 4, 1889, p. 1—12.

Nachtrag.

Zu Seite 9: Die Ausbildung der Sexualorgane vollzieht sich mit einer auffälligen Geschwindigkeit.

Zu Seite 19: Der von der Basis des radialen Vorderflügelstamms nach der dorsalen Seite des Prothorakalsegments sich abzweigende Ast dürfte morphologisch den besonders bei den Noctuiden und Geometriden deutlich entwickelten dorsalen Prothorakalanhängen (Patagia) entsprechen, die wohl als den Flügeln analoge dorsale Prothorakalextremitäten zu deuten sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1—3.

Durchgehende Bezeichnungen mit Buchstaben:

a_1, a_2 1. und 2. Analis
ag_I—ag_{III} Tracheenast nach dem 1.—3. Thorakalganglion
ag_1—ag_3 Tracheenast nach dem 1. bis 3. Abdominalganglion
ap_2, ap_3 Ast nach dem Meso- und Metathorakalfuss
ax_1, ax_2 1. und 2. Axillaris
c Costa (Vena costalis)
cer Cerebralstamm
cth Cephalothorakalstamm
cu Cubitus (Vena cubitalis)
cu_1, cu_2 1. und 2. Ast des Cubitus
cug Tracheencommissur nach dem untern Schlundganglion
D Darm
f Fühler
G_I—G_{III} Ganglion des Pro-, Meso- und Metathorax
G_1—G_6 1.—6. Abdominalganglion
hfl Hinterflügel
hog hinterer (Tracheen-)Ast nach dem obern Schlundganglion
k Kopfstamm
l Lateralstamm
m Media (Vena mediana)
m_1—m_3 1.—3. Ast der Media
mc_1, mc_2 untere ($_1$) und obere ($_2$) Mesothorakalcommissur
mh medianer Hinterflügelstamm
mv medianer Vorderflügelstamm
Oe Oesophagus
or Tracheenast nach den Mundtheilen.
O. Sg oberes Schlundganglion
p_1—p_3 1.—3. Fuss
pc Prothorakalcommissur
pst Prothorakalstigma
q_1 Querader des 1. Cubitalastes (Cubitalquerader)
q_2 Querader des 2. Axillarasts ax_2 (Axillarquerader)
r Radius (Vena radialis)
r_1—r_5 1.—5. Ast des Radius
rh radialer Hinterflügelstamm
rv radialer Vorderflügelstamm
sc Subcosta
smc Stamm der Mesothorakalcommissuren
st_2—st_8 Stigma des 2.—8. Abdominalsegments
U. Sg unteres Schlundganglion
vfl Vorderflügel
vog vorderer Ast nach dem obern Schlundganglion.

Dieselben Bezeichnungen sachlich geordnet zur bessern Uebersicht über Fig. 4:

Stigmen: *pst* Prothorakalstigma, st_2—st_8 Stigma des 2.—8. Abdominalsegments.

Ganglien: *O. Sg* oberes Schlundganglion, *U. Sg* unteres Schlundganglion, G_{I}—G_{III} Ganglion des Pro-, Meso- und Metathorax, G_1—G_6 1.—6. Abdominalganglion.

Sonstige Theile: *Oe* Oesophagus, *D* Darm, *f* Fühler, p_1—p_3 1. bis 3. Fuss, *vfl* Vorderflügel, *hfl* Hinterflügel.

Tracheenstämme: *l* Lateralstamm, *rv* radialer Vorderflügelstamm, *mv* medianer Vorderflügelstamm, *rh* radialer Hinterflügelstamm, *mh* medianer Hinterflügelstamm, *pc* Prothorakalcommissur, *smc* Stamm der Mesothorakalcommissuren, mc_1 und mc_2 untere und obere Mesothorakalcommissur, *k* Kopfstamm, *cer* Cerebralstamm, *cth* Cephalothorakalstamm.

Tracheenäste: *cug* Commissur nach dem untern Schlundganglion, *vog* und *hog* vorderer und hinterer Ast nach dem obern Schlundganglion, ag_{I}—ag_{III} Ast nach dem 1.—3. Thorakalganglion, ag_1—ag_3 Ast nach dem 1.—3. Abdominalganglion, ap_2 und ap_3 Ast nach dem Meso- und Metathorakalfuss, *or* Ast nach den Mundtheilen.

Flügelgeäder: *c* Costa, *sc* Subcosta, *r* Radius, *m* Media *cu* Cubitus, a_1—a_2 1.—2. Analis, ax_1—ax_2 1.—2. Axillaris, r_1—r_5 1.—5. Ast des Radius, m_1—m_3 1.—3. Ast der Media, cu_1—cu_2 1.—2. Ast des Cubitus, q_1 Querader des 1. Cubitalastes (Cubitalquerader), q_2 Querader der 2. Axillarader (Axillarquerader).

Tafel 1.

Fig. 1. *Telea polyphemus* Cramer 1775 mit rechtsseitiger Hemmungsbildung; von oben. 1/1.

Fig. 2. Derselbe von unten.

Fig. 3. Derselbe von unten, in durchfallendem Lichte photographirt, um die Adern deutlich hervortreten zu lassen.

Tafel 2.

Fig. 4. Tracheensystem der rechten Seite des Kopfs, Thorax und der 3 ersten Abdominalsegmente einer Puppe von *Antheraea pernyi* Guérin, von oben betrachtet. Vergrössert. Die Flügel sind nur in ihren Basaltheilen mit auf dieser Figur, die folgenden beiden Figuren (5 u. 6) sind die Ergänzungen hiervon.

Fig. 5. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Antheraea pernyi* Guérin von oben. Vergrössert.

Fig. 6. Tracheen des Hinterflügels einer Puppe von *Antheraea pernyi* Guérin von oben. Vergrössert.

Tafel 3.

Fig. 7. Flügelgeäder einer Imago von *Antheraea pernyi* Guér. 1/1.

Fig. 8. Flügelgeäder der linken (normalen) Seite des *Telea polyphemus* Cramer. Spiegelbildliche Wiedergabe. 1/1.

Fig. 9. Flügelgeäder der rechten (anormalen) Seite des *Telea polyphemus* Cramer. 1/1.

Fig. 10. Tracheensystem des Abdomens, Nervensystem und Darm einer Puppe von ***Antheraea pernyi*** Guér.

Fig. 11. Tracheensystems des Fühlers einer Puppe von ***Antheraea pernyi*** Guér.

Fig. 12. Capillartracheen der Flügeladern einer Puppe (Object: *Sphinx pinastri* L., an der Stelle der Queraderbildung des Cubitus im Vorderflügel). Stark vergrössert.

Fig. 13. ***Antheraea pernyi*** Guér. Lage der Flügel in der Puppe.

Fig. 14. ***Antheraea pernyi*** Guér. Puppe von der Seite. 1/1. *I—III* 1.—3. Thorakalsegment, *1—10* 1.—10. Abdominalsegment.

Fig. 15. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Sphinx pinastri* L. Vergrössert. Stadium ohne Queraderbildung des Cubitus.

Fig. 16. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Sphinx pinastri* L. Vergrössert. Späteres Stadium mit beginnender Queraderbildung des 1. Cubitalastes. Reduction der Costalader.

Fig. 17. Geäder des Vorderflügels von *Sphinx pinastri* L. Imago. 1/1.

Fig. 18. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Harpyia vinula* L., vergrössert.

Fig. 19. Geäder des Vorderflügels einer Imago von *Harpyia vinula* L. 1/1.

Fig. 20. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von ***Pieris brassicae*** L., vergrössert.

Fig. 21. Geäder des Vorderflügels einer Imago von ***Pieris brassicae*** L. 1/1.

Fig. 22. ***Aporia crataegi*** L. mit normalem Vorder- und abnormem Hinterflügel. (Die Endstrecke von r_{2-5} und m_1 ist nicht vereinigt.) In durchfallender Beleuchtung photographirt.

Fig. 23. ***Aporia crataegi*** L. ***ab. karschi n.*** Hinterflügel normal (abgesehen von einer hierbei unwesentlichen Verkürzung der beiden 1. Cubitaläste); Vorderflügel mit isolirtem 1. Ast der Media (m_1), besitzt also das Geäder der Gattung ***Hebomoia*** Hübn. In durchfallender Beleuchtung photographirt.

Druckfehlerverzeichniss.

Seite 5 Zeile 13 von oben „Studium“ statt „Stadium“.
Seite 16 Zeile 1 von unten hinter meisten ist „andern“ einzufügen.
Seite 24 Zeile 8 von unten „diesem“ statt „dieser“.
Seite 30 Zeile 16 von oben „hohen“ statt „hohem“.

1



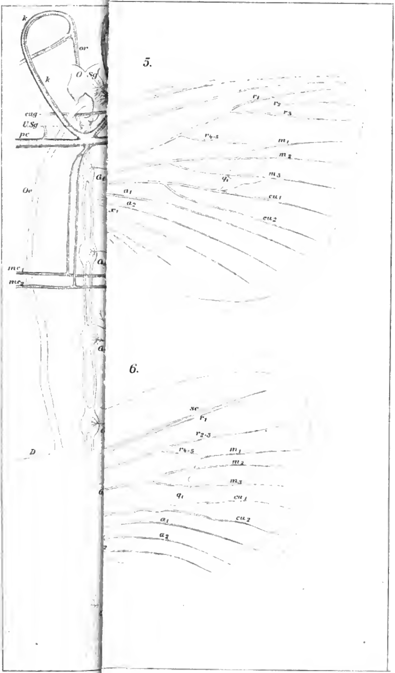
2



3

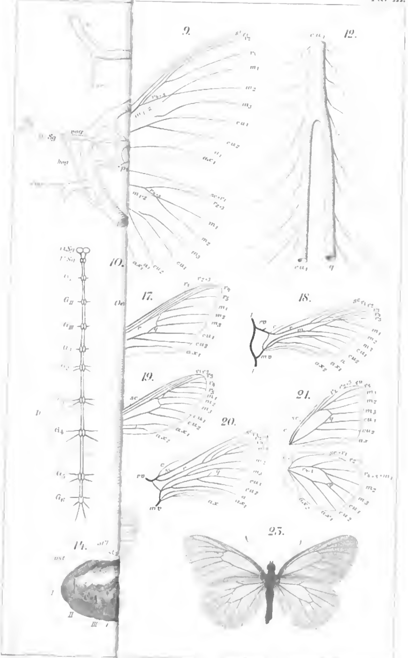


Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Enderlein gez.

Lith Anst v. A. Giltsch Jena



Enderlein

Eime

lin

I.

Segelfalt

4 Tafeln

II

Schwalb

Fickert,

Preis:

Fau

bi

E

v

Z

Fe

Ent

die

Dr.

liel

Mit

Rü

wi

Pr

de

wi

2

F

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 2396